

# Fortschritte der Geologie und Palaeontologie

herausgegeben

von **Professor Dr. W. Soergel**, Breslau

---

Band VIII Heft 26

---

## Vergleichende Stammesgeschichte

**Grundlagen, Methoden, Probleme**  
**unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse**

VON

**K. Beurlen**

---

Mit 82 Textfiguren

---

**Berlin**

**Verlag von Gebrüder Borntraeger**

W 35 Schöneberger Ufer 12 a

1930

Geol. R. R.

D 550.8

Page

26

---

Alle Rechte,  
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1930, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

---



DEC 18 1950

## Dem Andenken O. Jaekels gewidmet

Motto:

„Die größten Schwierigkeiten der Forschung liegen  
nicht in den Tatsachen, sondern in unsern Vorurteilen“.

O. Jaekel

## Inhalt

	Seite
Einleitung . . . . .	317
I. Teil. Systematik und Stammesgeschichte der Dekapoden . . . . .	320
A. Das System . . . . .	320
Ordnung Dekapoda . . . . .	320
Unterordnung Trichelida . . . . .	320
Unterordnung Anomocarida . . . . .	327
Unterordnung Palinura . . . . .	334
Unterordnung Heterura . . . . .	343
Anmerkungen . . . . .	366
B. Begründung des Systems . . . . .	376
1. Unterordnung Trichelida . . . . .	376
2. Unterordnung Anomocarida . . . . .	383
3. Unterordnung Palinura . . . . .	393
4. Unterordnung Heterura . . . . .	399
5. Beziehungen zwischen den vier Unterordnungen . . . . .	416
C. Stammesgeschichte der Dekapoden . . . . .	425
D. Herkunft der Dekapoden . . . . .	430
1. Vergleich der Dekapoden mit den übrigen Thoracostrakenordnungen . . . . .	431
A. Rumpfgliederung und Cephalothorax . . . . .	431
B. Extremitäten . . . . .	434
C. Respirationsorgane . . . . .	438
D. Zusammenfassung . . . . .	439
2. Beziehungen zwischen Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden auf Grund der fossilen Reste . . . . .	439
3. Herkunft der Pygocephalomorphen . . . . .	448
4. Stellung der Cumaceen, Stomatopoden und Syncariden . . . . .	454
5. Zusammenfassung. System der Thoracostraken . . . . .	459
Literatur . . . . .	460
II. Teil. Vergleichend stammesgeschichtliche Analyse . . . . .	465
A. Der Ablauf der Entwicklung in Einzelfällen . . . . .	465
1. Die Crustaceen . . . . .	465
2. Die Vertebraten . . . . .	481
Anmerkungen . . . . .	500
B. Vergleich der einzelnen Entwicklungsabläufe . . . . .	505
1. Vergleich des Entwicklungsablaufs von Crustaceen und Vertebraten . . . . .	505
2. Diskussion der Möglichkeit einer Verallgemeinerung . . . . .	508
A. Die Entfaltung der Arthropoden . . . . .	509
B. Die Entfaltung der Mollusken . . . . .	511

	Seite
C. Die Entwicklung der Lamellibranchier . . . . .	516
D. Die Entwicklung der Cephalopoden . . . . .	523
E. Zusammenfassung . . . . .	531
Anmerkungen . . . . .	532
III. Teil. Theoretische Diskussion der Ergebnisse . . . . .	534
A. Explosive Entwicklung . . . . .	534
1. Sprunghafte Typenneubildung . . . . .	534
2. Inadaptive Typenneubildung . . . . .	539
3. Funktion, Form, Anpassung . . . . .	541
Literatur . . . . .	545
B. Orthogenese . . . . .	546
1. Begriff und Bedeutung der Orthogenese. Historisches . . . . .	546
2. Der Zwangsablauf orthogenetischer Entwicklung . . . . .	549
3. Progressive Reduktion der Variabilität . . . . .	551
4. Irreversibilität . . . . .	553
Literatur . . . . .	556
C. Ontogenie und Phylogenie . . . . .	558
1. Historisch kritische Vorbemerkungen . . . . .	558
2. Metakinese und das Problem der sprunghaften Typenneubildung während der Phase der explosiven Entwicklung . . . . .	563
3. Palingenese und das Problem der orthogenetischen Weiterbildung . . . . .	571
4. Zusammenfassung . . . . .	577
Literatur . . . . .	579
Autorenregister . . . . .	581
Register der Gattungen . . . . .	583

## Einleitung

Als unter dem Einfluß DARWINS der Entwicklungsgedanke in der wissenschaftlichen Biologie greifbare Gestalt gewann, wurde er zunächst nur unter dem einen Gesichtspunkt gesehen, der sich am besten durch den Ausdruck: „Die Entstehung der Arten“ charakterisieren läßt. Die Fragestellung war in erster Linie eine historische nach der Entstehung der einzelnen Arten, Gattungen, Familien, der Ordnungen und Klassen auseinander. Erst in zweiter Linie und begrifflich eng damit verquickt, war die Fragestellung eine kausale, nach den Ursachen der Entwicklung und Entfaltung des Tierreichs. Schon HÄCKEL führte daneben — in Anlehnung an H. MÜLLER, K. E. v. BAER u. a. — eine zweite Betrachtungsweise ein: die ontogenetische. Freilich auch diese Seite der Entwicklungstheorie wurde nicht begrifflich gesondert und für sich betrachtet, sondern gleich eng mit der phylogenetischen Betrachtungsweise verquickt und durch die Formulierung des biogenetischen Grundgesetzes auch kausal verknüpft.

Dagegen machte sich in der Folgezeit eine Reaktion geltend: stammesgeschichtliche Spekulationen wurden aus der Entwicklungstheorie mehr und mehr ausgeschaltet; dafür wuchs die ontogenetische Forschungsrichtung teils als Entwicklungslehre, teils als Vererbungslehre zu zwei selbständigen Disziplinen heran. Die Fragestellung war nicht mehr auf den tatsächlichen historischen Ablauf der Entfaltung des Tier- und Pflanzenreichs gerichtet, sondern allein nach der experimentell beobachtbaren Entwicklung des Einzelindividuums; durch Beeinflussung der Ontogenie, die Reaktion des werdenden Individuums auf die verschiedensten Reize wurde versucht, die Gesetzmäßigkeit und den Sinn organischer Formbildung zu erkennen, die Ursachen klarzulegen, die eine Formwandlung, d. h. eine Weiterentwicklung veranlassen konnten. Aufgaben und Grenzen dieser Forschungsrichtung sind in sehr klarer und programmatischer Weise insbesondere durch O. HERTWIG formuliert worden.

Historisch-stammesgeschichtliche Forschung blieb der Systematik und Anatomie vorbehalten; sie hat besonders durch die Palaeontologie mächtigen Antrieb erfahren. Leider blieb aber viel-

fach die historische Fragestellung nach dem tatsächlichen Ablauf der Entwicklung und die kausale nach ihrer Ursächlichkeit und Bedingtheit begrifflich nur ungenügend getrennt, indem die historische Feststellung unter bestimmten Voraussetzungen über die Ursachen betrachtet wurde. So ist es auch verständlich, daß nur selten versucht wurde, den Ablauf der Entwicklung in einer größeren Tiergruppe rein morphologisch-historisch zu verfolgen, wie dies z. B. KOKEN bei den Gastropoden in vorbildlicher Weise getan hatte.

Was demgegenüber notwendig erscheint, ist das, was Verfasser „Vergleichende Stammesgeschichte“ nennen möchte: Über die Vergleiche zwischen einzelnen Episoden und Geschehnissen der Entwicklung gewissermaßen — Feststellung der Irreversibilität, der Größensteigerung, von Konvergenzen usf. — müssen wir hinauskommen zu einer vergleichenden Morphologie des Gesamtablaufes der Entwicklung einzelner größerer Gruppen. Wie man sich in der Systematik nicht damit begnügen darf, nur einzelne Wachstumsstadien in Vergleich zu setzen und dem System zugrunde zu legen, sondern versuchen muß, die ganzen Individualzyklen — vom Ei bis zum Tod — (HARMS) zu vergleichen, so muß hier versucht werden, die Entwicklung der größeren Gruppen von ihrem ersten Auftreten an über ihre Entfaltung hinaus bis zu ihrem allmählichen Erlöschen, gewissermaßen die Entwicklungszyklen, in Vergleich zu setzen. Ist das Bild, die Art und Weise der Entfaltung einer Tiergruppe in allen Stadien des Aufblühens und Verschwindens stets das gleiche? Die allgemeinen Grundsätze stammesgeschichtlich palaeontologischer Forschung, so die Annahme stetiger, langsamer Entwicklung, setzen das unbewußt voraus. Oder lassen sich in einem derartigen Ablauf verschiedene Perioden erkennen? Erkenntnistheoretisch ist dies höchst wahrscheinlich; schon die Tatsache des Auftretens neuer Gruppen, des Erlöschens anderer, alter deutet darauf hin. Und schließlich, wenn eine solche Periodizität besteht, ist diese in allen Gruppen dieselbe, bestehen hier Gesetzmäßigkeiten? Läßt sich unabhängig von der speziell betrachteten Gruppe ein typischer Ablauf der Entwicklung herauschälen, wie wir die Entwicklung des Individuums unabhängig vom Einzelfall in die Stadien Jugend, Reife, Alter teilen können.

Die Frage nach den Ursachen und der Bedingtheit der Entwicklung bleibt dabei zunächst ganz außer acht. Die Aufgabe ist eine rein morphologisch historische. Erst in zweiter Linie und

auf dieser Basis ist die Frage nach den Ursachen zu stellen, dann aber nicht allein auf Grund der stammesgeschichtlich-palaeontologischen Feststellungen, sondern auf Grund einer Synthese mit den Ergebnissen der Entwicklungs- und Vererbungslehre.

Plan und Aufbau der Darstellung im folgenden ergibt sich aus diesen methodischen Vorbemerkungen von selbst. Auf die Schilderung des historischen Ablaufs der Entwicklung in einzelnen Tiergruppen — die Dekapoden, aus deren eingehendem Studium der Verfasser die Grundlagen erhielt, werden als methodisches Beispiel ausführlicher behandelt und vorangestellt — muß ein Vergleich der verschiedenen Abläufe folgen, aus dem schließlich der Grundtypus eines Entwicklungszyklus zu abstrahieren ist.

Was damit gegeben wird, soll keine abschließende Darstellung sein, sondern eine Anregung; und was Verfasser ihr wünscht, ist Kritik, verbessernde, erweiternde, vertiefende Kritik. Verfasser glaubt auch nicht etwas absolut Neues zu bringen; er ist sich klar darüber, daß manche Ansätze in dieser Richtung schon gemacht sind, und dankbar erkennt er den Boden, auf dem diese Gedankengänge erwachsen sind, die vielen Anregungen, die er teils mündlich, vor allem von seinem Lehrer, Professor HENNIG, teils aus den Arbeiten von ABEL, DACQUÉ, JAEKEL, POMPECKJ, STEINMANN und vieler anderer erhielt.

---

Noch einige sachliche Bemerkungen sind anzufügen. Der Rahmen vorliegender Arbeit verbot es, auf Einzelheiten einzugehen. Es konnten vielfach nur Andeutungen gegeben werden. Trotzdem hofft Verfasser, daß es ihm gelungen ist, seine Ansichten auch da genügend zu begründen, wo sie den gewöhnlichen Annahmen widersprechen. Literaturverzeichnisse sind jeweils, da es sich um sehr verschiedenartige Stoffe handelt, den einzelnen Kapiteln beigegeben. Der Mangel eines einheitlichen Literaturverzeichnisses, der dadurch entsteht, ist durch ein Autorenregister ausgeglichen. Um einen Überblick über den behandelten Stoff zu vermitteln, ist auch ein Register der Gattungen angefügt. Die Literaturangaben konnten, da es sich ja um keine Lehrbuchdarstellung handelt, auf das Notwendigste beschränkt werden, indem durchweg nur Arbeiten von prinzipieller Bedeutung, vor allem neueren Datums, aufgenommen wurden. Von den angeführten Arbeiten aus wird eine Vervollständigung der Literatur jederzeit möglich sein.

## I. Teil

**Systematik und Stammesgeschichte der Dekapoden****A. Das System**

In verschiedenen Arbeiten habe ich versucht, das bisher allein auf dem rezenten Material aufgebaute System der Dekapoden durch Auswertung des fossilen Materials zu revidieren. Die dabei gewonnenen Gesichtspunkte wurden freilich jeweils nur an einzelnen Gruppen näher verfolgt und von derartigen Spezialfällen aus diskutiert. Das bedingte naturgemäß Einseitigkeiten und manche zu weitgehenden Verallgemeinerungen, die aber schließlich, um durchzudringen, gewagt werden mußten. Es erwuchs aber hieraus die Notwendigkeit, nachdem nunmehr ein gewisser Abschluß erreicht ist, unter gleichmäßiger systematischer Berücksichtigung sämtlicher Dekapodengruppen — und zwar des fossilen und rezenten Materials — eine klare Zusammenfassung zu versuchen. Eine solche war um so eher möglich, als gerade in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten wichtige Einzeluntersuchungen veröffentlicht wurden, so die gründliche Untersuchung ASSMANNs über die Dekapoden des Muschelkalks, die Arbeiten VAN STRAELENS, GLAESSNERS und anderer. Freilich bestehen immer noch wesentliche Lücken, so sind die Dekapoden der Kreide größtenteils immer noch ungenügend bekannt. Für das Gesamtbild sind diese Lücken in den meisten Fällen von untergeordneter Bedeutung. So kann im folgenden, als Grundlage der Stammesgeschichte der Dekapoden, ein revidiertes System gegeben werden.

**Ordnung *Decapoda* LATREILLE**

Diagnose nach BALSS 1927.

Eucaride Malacostracen, mit meist kräftig entwickeltem Karapax, der i. a. mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen ist. Die drei ersten Thorakopodenpaare stehen als Maxillipeden im Dienste der Nahrungsaufnahme, so daß nur die fünf letzten Thorakopoden als Pereiopoden der Ortsbewegung dienen. Das erste Pereiopodenpaar ist meist besonders stark entwickelt und mit einer Schere versehen. Der Exopodit an den Pereiopoden ist beim erwachsenen Tier in der Regel verloren, wird aber während der Larvenentwicklung meist noch angelegt (Mysisstadium). Das Abdomen spielt bei den primitiveren Formen bei der Fortbewegung noch eine Rolle, wird aber bei den höher entwickelten Formen unter den Karapax eingeschlagen und dient nur noch zum Schutz der Geschlechtsgänge und der Eier.

**1. Unterordnung *Trichelida***

Makrure Formen mit stets gut entwickeltem Abdomen. Karapax lateral zusammengedrückt oder zylindrisch, mit kräftigem Rostrum. Entweder alle Pereiopoden oder nur die vier hinteren siebengliederig.

Stets die drei vorderen Paare mit Schere, wobei der bewegliche Scherenfinger innen steht. Pleopoden gut entwickelt, aber ohne Stylamblys. Stiel der Antennen stets mit Skaphocerit. Mandibel ungeteilt. Erster Maxillipede ohne Eucyphidenanhang. Dritter Maxillipede beinförmig, meist siebengliederig. Pleure des zweiten Abdominalsegments nicht nennenswert verbreitert. Kiemen Trichobranchien oder Dendrobranchien.

Die Ontogenie ist vollständig (*Penaeidea*) oder abgekürzt. Ein normales Mysisstadium — nur selten stark känogenetisch abgewandelt (*Sergestidae*) — mit einer Ausnahme (*Potamobiidae*) stets vorhanden.

### I. Abteilung *Nectochelida*

Natante Formen mit lateral zusammengedrücktem Karapax und dünnem Panzer. Rostrum stets kräftig. Antennulen mit langem Stiel. Antennen mit kurzem Stiel und großer ovaler Deckschuppe. Dritter Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig.

#### I. Tribus *Penaeidea* BATE<sup>1)</sup>

Die Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren gleichartig entwickelt. Erstes Abdominalsegment so lang oder länger als das zweite. Endopodit des ersten Pleopoden zum Petasma umgebildet. Kiemen sind Dendrobranchien. Keine Brutpflege.

Ontogenie sehr vollständig (freies Naupliusstadium vorhanden); dieses fehlt allerdings den Sergestiden. Die frühen Stadien der letzteren mit abnormer Bestachelung (Schwebeformen!).

Familie *Penaeidae* BATE. Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren gut entwickelt. Viertes und fünftes Pereiopodenpaar gut ausgebildet. Kiemen zahlreich; einige Pereiopoden mit Epipoditen.

Die rezenten *Penaeidae* werden — in erster Linie nach der Ausbildung und Anzahl der Kiemen — in die drei Unterfamilien *Aristeinae* ALCOCK, *Penaeinae* ALCOCK und *Sicyoninae* ORTMANN eingeteilt.

Fossil sind folgende Gattungen bekannt:

*Antrimpos* MÜNSTER<sup>2)</sup>, aus dem Buntsandstein (*A. atavus* BILL), aus den Raibler Schichten (n. briefl. Angabe GLAESSNERS), aus dem Lias (WOODWARD), dem Malm (MÜNSTER, OPPEL, BALSS) und der Kreide (SCHLÜTER, DAMES).

*Aeger* MÜNSTER, aus dem Muschelkalk (ASSMANN), den Raibler Schichten und dem oberen Malm.



*Bombur* MÜNSTER<sup>3)</sup> aus den Raibler Schichten und dem oberen Malm.

*Rhodanicaris* VAN STRAELEN, aus dem Callovien.

Nur aus dem oberen Malm sind folgende Gattungen bekannt:

*Bylgia* MÜNSTER, *Acanthochirus* OPPEL, *Dusa* MÜNSTER, *Drobna* MÜNSTER, *Rauna* MÜNSTER.

Eine Zureihung dieser fossilen Formen zu den einzelnen Unterfamilien ist nicht sicher möglich, da ja in fossilem Zustand die Kiemen nicht bekannt sind. Nach der Ausbildung und Ähnlichkeit

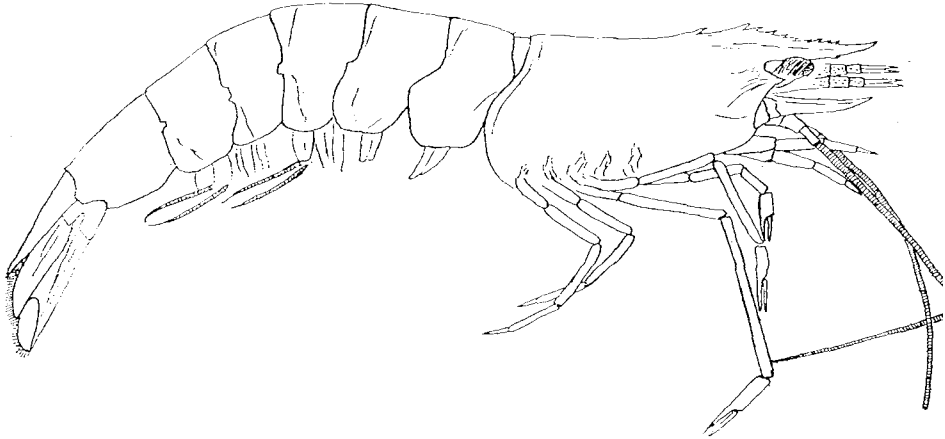


Fig. 1. *Antrimpos speciosus* MÜNST. Oberer Malm (n. OPPEL).

im Kephalothorax dürften *Aeger* den Aristeinen, *Antrimpos* und *Dusa* den Penaeinen, *Drobna* und *Bylgia* den Sicyoninen angehören. Es scheint sonach, als ob die Trennung in die einzelnen Unterfamilien schon im Jura stattgefunden hätte.

Familie *Sergestidae* DANA. Karapax sehr dünn. Die beiden hinteren Pereiopodenpaare sind reduziert, ebenso sind die Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren rückgebildet. Rostrum klein. Podobranchien und Epipoditen fehlen. Kiemen reduziert.

Fossile Formen sind entsprechend der sehr schwachen Entwicklung des Panzers offenbar nicht erhalten geblieben. Vielleicht sind die Sergestiden auch erst als Anpassung an Tiefseelebensbedingungen entstanden und aus diesem Grund — fossile Tiefseeablagerungen sind ja sehr selten — fossil nicht bekannt.

## 2. Tribus *Stenopidea* BATE<sup>4)</sup>

Karapax und Abdomen wie bei den *Penaeidea*. Aber Uropoden im Gegensatz zu diesen ohne Diäresis. Die drei ersten Pereiopodenpaare mit Scheren, von denen das dritte Paar stets am kräftigsten ist. Zweiter Maxillipede stets mit normalen Endgliedern. Petasma fehlt stets. Die Kiemen sind Trichobranchien. Die Kiemen-

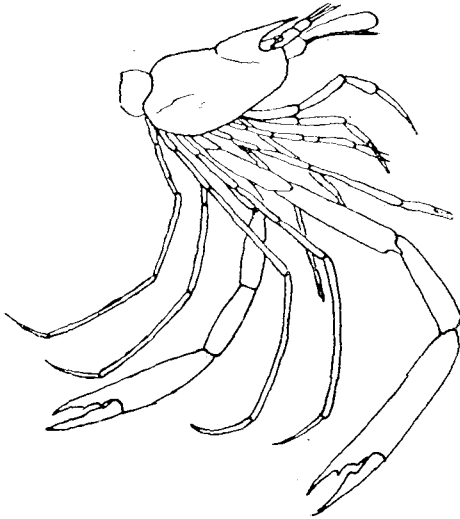


Fig. 2. Karapax mit Pereiopoden von *Stenopus* (die Größe des dritten Scherenfußes im Gegensatz zu den beiden vorderen zeigend). Rezent. (n. ORTMANN).

formel ist sehr primitiv: Epipoditen sind bis zum vierten Pereiopoden vorhanden; Arthrobranchien vom zweiten Maxillipeden bis zum vierten Pereiopoden; Pleurobranchien vom dritten Maxillipeden bis zum fünften Pereiopoden.

Ontogenie: Auf dem ersten Larvenstadium sind schon die drei Maxillarfüße und das erste Pereiopodenpaar als Schwimmbeine vorhanden. Die Uropoden bilden sich erst auf dem vierten Stadium, das Telson gliedert sich erst auf dem sechsten Stadium ab. Die beiden letzten Pereiopoden erscheinen auf dem siebenten (letzten) Larvenstadium und bilden keine Exopoditen mehr. Uropoden, Telson und die beiden hinteren Pereiopodenpaare werden sonach verspätet angelegt.

Die einzige, hierher gehörige Familie der *Stenopidae* BATE ist, nachdem BALSS im Gegensatz zu ORTMANN zeigen konnte, daß *Aeger* ein Penaeide ist, fossil unbekannt.

### 3. Tribus *Uncinoidea*<sup>5)</sup>

Karapax und Kiemen unbekannt. Scheren sehr charakteristisch gestaltet; erstes Paar am größten. Erstes Abdominalsegment wesentlich kleiner als das zweite, dessen Pleure verbreitert ist. Uropoden ohne Diäresis.

Die einzige, hierher gehörige Familie ist monotypisch: Familie *Uncinidae* BEURLEN mit der einen auf den oberen Lias beschränkten Gattung *Uncina* QUENSTEDT.

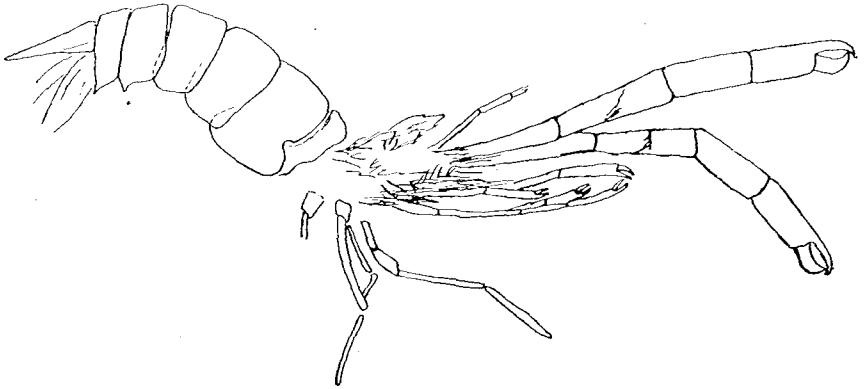


Fig. 3. *Uncina posidoniae* QUENST. Posidonienschiefer, Holzmaden.

### 2. Abteilung *Proherpochelida*

Da in diese Abteilung nur ein Tribus zu stellen ist, fällt die Diagnose der Abteilung mit der des Tribus zusammen.

#### Tribus *Paranephropsidea* BEURLEN<sup>6)</sup> (*Erymaidea*)

Karapax zylindrisch, selten schwach dorsoventral abgeplattet, mit einfach dreieckigem oder gezähntem Rostrum. Nackenfurche kräftig, bis zum Seitenrand reichend. Dahinter zwei weitere, dieser  $\pm$  parallel verlaufende Rückenfurchen. In der Medianlinie des Karapax stets eine Naht; vor der Nackenfurche vielfach ein isoliertes Schaltstückchen. Abdomen von mittlerer Länge. Uropoden stets mit Diäresis. Geißeln der Antennulen kurz. Stiel der äußeren Antennen frei, fünfgliedrig, mit schmaler, spitzer Schuppe; Geißeln lang. Dritter Maxillarfuß beinförmig, groß. Von den drei Scherenpaaren ist das vordere gewöhnlich größer und verschiedenartig differenziert. Beweglicher Scherenfinger auf der Innenseite.

Die Ontogenie ist, da es sich durchweg um ausgestorbene Formen handelt, nicht bekannt.

Familie *Erymaidae* VAN SLRAELEN. Schaltstückchen vorhanden oder fehlend. Karapax stets zylindrisch oder schwach lateral zusammengedrückt. Nackenfurche und die beiden Rückenfurchen, wie auch das kahnförmige Feld stets deutlich. Scheren *Homarus*-ähnlich.

1. Unterfamilie *Clytiopsinae* BEURLEN. Schaltstückchen fehlt. Vorderes Scherenpaar nicht größer als die beiden hinteren und ohne besondere Differenzierung.

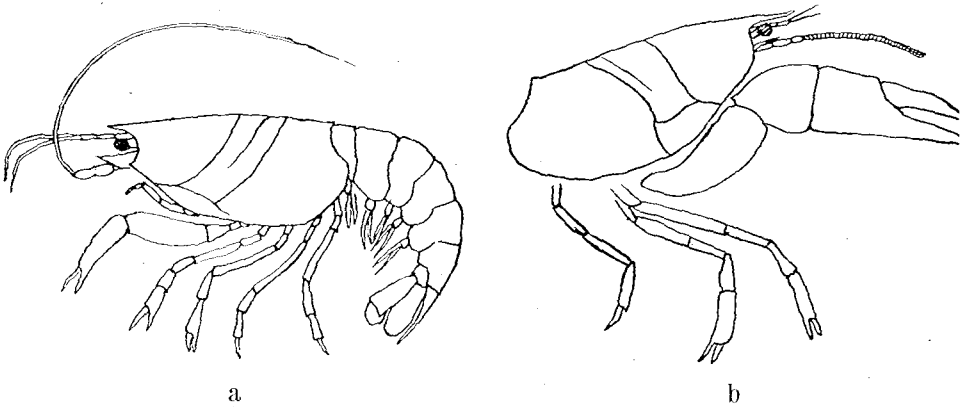


Fig. 4. *Paranephropsidea*. a *Clytiopsis* BILL, oberer Buntsandstein (n. BILL); b *Enoploctytia*, Oberkreide.

Gattung *Clytiopsis* BILL aus dem Buntsandstein. Panzer wenig dick und schwach skulptiert.  
 Gattung *Pseudopemphic* WÜST aus dem Muschelkalk. Panzer kräftig und sehr kräftig skulptiert.

2. Unterfamilie *Erymainae* BEURLEN. Schaltstückchen deutlich vorhanden. Das vordere Scherenpaar wesentlich größer als die beiden hinteren, im einzelnen sehr verschiedenartig differenziert.

Gattung *Eryma* H. V. MEYER, em. BEURL., im ganzen Jura verbreitet.

Gattung *Clytia* H. V. MEYER, em. BEURL., ebenso.

Gattung *Erymastacus* BEURL., ebenso.

Gattung *Stenodactylina* BEURL., Lias. Nur die eigenartig gebauten Scheren bekannt.

Gattung *Palaeastacus* BELL, Ob. Jura. Scheren von *Erymastacus* ähnlichem Habitus, unsicherer systematischer Stellung.

Gattung *Enoploctytia* MC COY, Cenoman bis Senon; an die Gattung *Eryma* (Gruppe d. *Eryma Perroni*) anschließend.

Gattung *Phlyctisoma* BELL, Cenoman.

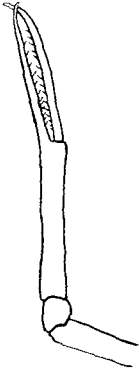


Fig. 5. *Paranephropsidae*, *Stenochiridae*. Schere von *Stenochirus*. Ob. Malm.

Familie *Stenochiridae* n. fam. Karapax breit zylindrisch oder dorsoventral abgeplattet. Karapaxgliederung wie bei *Erymaidae*. Scheren von Eryoniden ähnlichem Habitus, aber der bewegliche Finger stets auf der Innenseite.

Gattung *Stenochirus* OPPEL, Dogger bis ob. Malm., Karapax stark depressiform.

Die beiden Gattungen *Lissocardia* H. v. MEYER und *Piratella* ASSMANN, beide aus dem germanischen Muschelkalk, besitzen gleiche Karapaxgliederung und Verzierung, sowie gleichen Scherentypus wie *Stenochirus* und gehören vermutlich — sie sind noch recht ungenügend bekannt — der gleichen Familie an. Durch den mehr zylindrischen Kephalothorax schließen sie an *Pseudopemphix* (*Clytiopsinae*) an.

### 3. Abteilung *Herpochelida*

Auch hierher nur ein Tribus, mit dem die Diagnose zusammenfällt.

Tribus *Nephropsidea* ALCOCK<sup>7)</sup> (= *Astacura* BORRADAILE)

Körper gerundet, zylindrisch, mit gut entwickeltem Abdomen. Rostrum gut entwickelt, dreieckig, glatt oder meist gezähnt. Cephalothorax nicht mit dem Epistom verbunden. Äußere Antennen mit langen Geißeln, und freiem, fünfgliedrigem Stiel, sowie Skaphocerit. Dritter Maxillarfuß beinförmig sechsgliedrig. Erstes Pereiopodenpaar sechs-, die übrigen siebengliedrig. Das erste Scherenpaar größer und kräftiger als die übrigen. Diäresis vorhanden. Kiemen sind Trichobranchien.

Die stark abgekürzte Ontogenie beginnt bei den *Nephropsidae* mit einer wohl entwickelten Mysisslarve, als erstem, freiem Stadium, bei der schon sämtliche Maxillipeden und Pereiopoden vorhanden sind, alle jedoch mit Exopodit. Pleopoden und Uropoden erscheinen erst auf den folgenden Stadien. Die Süßwasserformen schlüpfen sogar erst auf dem Dekapodidstadium aus.

Familie *Nephropsidae* STEBBING. Podobranchien nicht mit den Epipoditen verwachsen. Stets vier Pleurobranchien vorhanden. Letztes Thorakalsegment unbeweglich mit den vorhergehenden verwachsen. Sexualanhänge sind beim Männchen vorhanden. Durchweg marine Formen.

Die rezenten Gattungen *Homarus* und *Nephrops* u. a. in der Flachsee weit verbreitet. *Thaumastocheles* und *Nephropsis* in der Tiefsee.

#### Fossile Formen vom Oberjura an:

Gattung *Magila* MÜNSTER<sup>9)</sup> Oberjura, vielleicht schon im Dogger.

Gattung *Pseudastacus* OPPEL. Oberjura bis obere Kreide.

Gattung *Nymphaeops* SCHLÜTER. Obere Kreide.

Gattung *Ischnodactylus* PELSENER. Obere Kreide (Maestricht).

Außerdem gehört hierher die in zahlreichen Arten aus der unteren und oberen Kreide, sowie dem Tertiär beschriebene sehr heterogene

Sammalgattung *Hoploparia* BELL<sup>9)</sup>, die vermutlich in eine Reihe von Gattungen aufzulösen ist, deren Arten z. T. wohl auch der Gattung *Homarus* oder *Nephrops* angehören, wie ja z. B. PELSENER *Hoploparia* überhaupt mit *Homarus* vereinigen wollte. Ferner sind aus Kreide und Tertiär zahlreiche, meist ungenau bekannte, aber sicher zu den Nephropsiden gehörige Arten als „*Astacus*“ oder „*Homarus*“ oder „*Nephrops*“ beschrieben worden.

Die beiden Familien *Potamobiidae* HUXLEY und *Parastacidae* HUXLEY unterscheiden sich von den Nephropsiden dadurch, daß das letzte Thorakalsegment frei beweglich ist, unter sich vor allem durch die Ausbildung der Kiemen. Beide Familien sind Süßwasserbewohner. Die Potamobiiden vom Neokom an bekannt.

## 2. Unterordnung *Anomocarida*<sup>10)</sup>

Karapax zylindrisch, langgestreckt, ohne Seitenkante; nur selten verkürzt, depressiform und mit Seitenkante. Abdomen gut entwickelt oder umgebildet, selten unter das Sternum eingeschlagen. Das dritte Pereiopodenpaar besitzt nie eine Schere. Das erste oder die beiden ersten Paare mit einer Schere oder subchelat. Stiel der äußeren Antennen frei, meist mit Skaphocerit. Stylamblys vorhanden oder seltener reduziert. Rostrum meist gut entwickelt, seltener rückgebildet.

Die in dieser Unterordnung zusammenzufassenden Formen sind infolge sehr verschiedenartiger Umbildung sehr heterogen, so daß eine einheitliche Diagnose kaum möglich ist.

Die Ontogenie ist bei den primitiveren Gruppen noch recht vollständig, bei den stärker differenzierten Gruppen etwas abgekürzt. Im letzteren Fall werden an den Pereiopoden keine Exopoditen mehr angelegt, das Mysisstadium also unterdrückt.

### I. Abteilung *Nectocarida*

Diagnose fällt zusammen mit der des einzigen

Tribus *Eucyphidea* ORTMANN<sup>11)</sup> (= *Caridea* DANA)

Das dritte Pereiopodenpaar besitzt nie eine Schere. Das erste und zweite Pereiopodenpaar mit im einzelnen sehr verschiedenartig gestalteten Scheren oder nur subchelat. Exopodit des ersten Maxillarfußes mit Eucyphidenanhang. Dritter Maxillarfuß infolge von Verwachsungen vier- bis sechsgliedrig, nie siebengliedrig. Pleopoden mit Stylamblys. Sexualanhänge beim Männchen fehlend. Karapax zylindrisch oder lateral zusammengedrückt, mit kräftigem Rostrum. Abdomen lang und gut entwickelt. Pleure des zweiten Abdominalsegments breit, den Hinterrand des ersten und den Vorderrand des dritten Segments überdeckend. Die Kiemen sind Phyllobranchien. Weibchen mit Brutpflege.

Die Ontogenie ist + vollständig. Das erste freie Stadium ist die Protozöa oder die Zoöa. Ein normales Mysisstadium wird stets durchlaufen. Charakteristisch ist, daß in den Larvenstadien eine dorsale Bedornung des Abdomens stets fehlt (im Gegensatz zu den *Trichelida*). Eine sehr vollständige Entwicklung machen die *Palaemonoida* durch.

Eine ungemein formenreiche Gruppe, die in eine Reihe verschiedener Subtribus gegliedert wird. Die Unterscheidung der Subtribus basiert in erster Linie auf der Ausbildung der Mundgliedmaßen und der Kiemen, Merkmale, die fossil i. a. nicht kontrollierbar sind. Von Bedeutung ist auch die Ausbildung der Pereiopoden, vor allem der beiden vorderen Scherenfüße.

Den drei Subtribus

*Pasiphaeoida* BORRADAILE

*Stylodactyloida* BORRADAILE

*Hoplophoroida* BORRADAILE

ist gemeinsam das Vorhandensein von Exopoditen auf den Pereiopoden im erwachsenen Zustand, ferner der stets ungegliederte Karpus der Pereiopoden und das Vorhandensein gut entwickelter Scheren an den beiden vorderen Pereiopoden. Die Unterschiede liegen vor allem in der Ausbildung der Mundgliedmaßen.

An fossilen Formen ist nur eine Gattung bekannt, die sicher Exopoditen an den Pereiopoden besaß:

*Udorella* OPPEL.

VAN STRAELEN hat für diese Gattung eine besondere Familie (*Udorellidae*) ausgeschieden. Da sämtliche Pereiopoden kurz und sehr gleichartig ausgebildet sind, ohne Scheren, aber alle subchelat, paßt die Familie in keines der drei erwähnten Subtribus. Vermutlich liegt der Repräsentant eines selbständigen primitiven, ausgestorbenen Subtribus vor. Vorkommen im Oberjura.

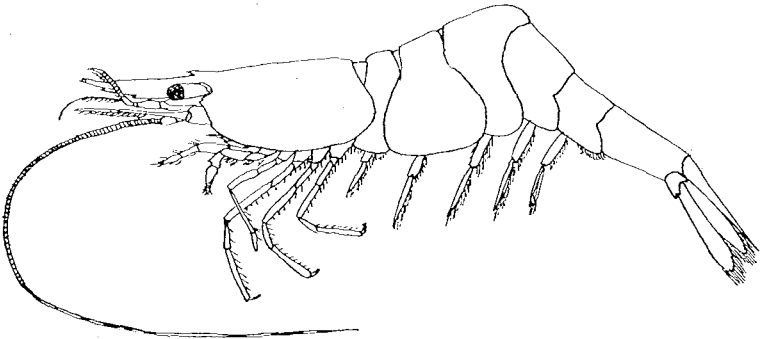


Fig. 6. *Eucyphidea, Palaemonoidea. Hippolyte varians* LEACH; rezent (n. BALSS).

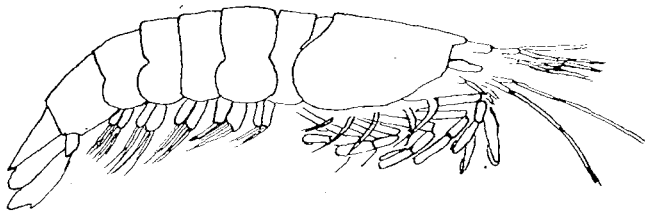


Fig. 7. *Eucyphidea, Udorellidea. Udorella agassizii* OPPEL, ob. Malm (n. BALSS).

Die vier übrigen Subtribus, die hierher gehören,

*Pandaloida* BORRADAILE

*Psalidopoida* BORRADAILE

*Palaemonoidea* BORRADAILE

*Crangonoidea* BORRADAILE

besitzen im erwachsenen Zustand nie Exopoditen auf den Pereiopoden. Der Karpus der Pereiopoden ist stets ungegliedert bei den *Psalidopoida*, während derselbe — wenigstens an den Scherenfüßen — bei den drei übrigen Subtribus oft gegliedert ist. Die Entwicklung der Scheren an den beiden vorderen Pereiopoden ist sehr verschiedenartig. Vielfach sind sie ganz oder an einem der beiden vorderen Pereiopodenpaare rückgebildet, oder auch nur subchelat (*Crangonoidea*).



Die beiden aus dem Oberjura bekannten Gattungen *Hefriga* MÜNSTER und *Blaculla* MÜNSTER gehören höchstwahrscheinlich den Palaemonoiden an, während die ebenfalls oberjurassische Gattung *Udora* MÜNSTER nur ungenügend bekannt und in ihrer Stellung demnach sehr unsicher ist.

Eine Reihe weiterer fossiler Formen aus der Kreide (vor allem durch SCHLÜTER beschrieben) und dem Tertiär (H. v. MEYER), die sicher zu den Eucyphiden gehören, sind zu schlecht erhalten, als daß sich über ihre systematische Stellung Sicheres aussagen ließe.

Bemerkenswert ist, daß die Eucyphiden im Gegensatz zu den Penaeiden sich nur bis zum Oberjura zurückverfolgen lassen, sowie daß die Palaemonoiden die einzige Gruppe darstellen, die eindeutig bis zum Oberjura zurückgehen.

## 2. Abteilung *Herpocarida*

Körper zylindrisch, selten dorsoventral abgeplattet, mit meist langem, aber  $\pm$  rückgebildetem Abdomen. Panzer meist weichhäutig. Antennen mit fünfgliedrigem, freiem Stiel und meist mit Skaphocerit. Dritter Maxillipede beinförmig, sechs- oder siebengliedrig. Pereiopoden sechsgliedrig. Die Endglieder der beiden ersten Pereiopodenaare sehr verschiedengestaltig. Stylamblys vorhanden oder reduziert. Kiemen Trichobranchien oder Phyllobranchien.

### 1. Tribus *Thalassinidea* DANA<sup>12)</sup>

Karapax weichhäutig, meist mit *linea thalassinica*. Abdomen lang, erstes Abdominalsegment wesentlich schwächer als das zweite. Pleuren der Abdominalsegmente  $\pm$  reduziert. Frontalteile des Panzers nicht mit dem Epistom verbunden. Antennenstiel mit oder ohne Skaphocerit. Dritter Maxillipede sechsgliedrig; distale Glieder mitunter verbreitert. Das erste oder die beiden vorderen Pereiopodenaare mit Scheren oder auch nur subchelat. Fünftes Thorakalsegment beweglich. Stylamblys meist vorhanden, vielfach auch reduziert. Uropoden mit oder ohne Diäresis. Kiemen sind Trichobranchien.

Die Ontogenie ist verschieden stark abgekürzt, am stärksten bei den Axiiiden, die nur zwei larvale Stadien durchlaufen, während in den übrigen Familien fünf oder sechs vorhanden sind. Mysislarve stets vorhanden; bei den Axiiiden beginnt die freie Entwicklung auf diesem Stadium, während sonst die Zoëa das erste freie Stadium

ist. Bezeichnend ist, daß an dem letzten, oder auch den beiden letzten Pereiopodenpaaren kein Exopodit mehr angelegt wird. Abtrennung der Uropoden und des Telsons erfolgt gewöhnlich erst verspätet.

Familie *Axiidae* BATE. Rostrum gut entwickelt, flach dreieckig. Karapax ohne *linea thalassinica*. Geißeln der Antennulen gut entwickelt. Antennenschuppe als beweglicher Anhang zwischen dem zweiten und dritten Stielglied. Erstes Pereiopodenpaar mit

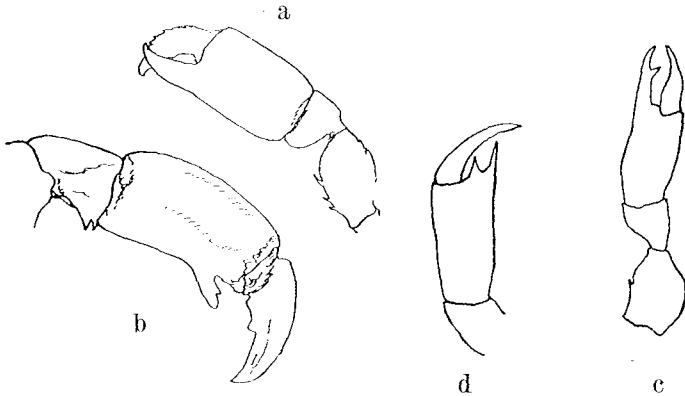


Fig. 8. Thalassinidenscheren: a *Axius*, rezent; b *Gebia*, rezent; c *Callianassa*, rezent; d *Etallonia*, ob. Malm.

großen unsymmetrischen, zweites mit kleinen symmetrischen Scheren. Abdominalpleuren gut entwickelt. Stylamblys vorhanden. Diäresis vorhanden oder fehlend.

An fossilen Formen gehören hierher:

Gattung *Protaxius* BEURLEN<sup>13)</sup> aus dem Jura und *Etallonia* OPPEL<sup>14)</sup> aus dem Oberjura.

Ungenügend bekannt, daher nicht sicher einzureihen ist

*Gebia clypeata* CART., vermutlich zu *Protaxius*, vielleicht zu *Mecochirus* gehörig<sup>15)</sup>.

*Gebia dura* MOER. Vermutlich Repräsentant eines selbständigen Genus den Axiiden angehörend. Malm.

Familie *Laomediidae* BORRADAILE. Rostrum gut entwickelt. *Linea thalassinica* vorhanden. Geißeln der Antennulen kurz. Antennenschuppe fehlt. Erstes Pereiopodenpaar mit großen symmetrischen Scheren, zweites einfach oder subchelat. Abdominalpleuren gut entwickelt. Stylamblys fehlt. Diäresis vorhanden.

Scheren vom Typus der Laomediiden bis jetzt nicht bekannt. Möglicherweise sind solche Scheren als zu Nephropsiden gehörig beschrieben worden, da die Scheren in mancher Hinsicht an diese Familie erinnern.

Familie *Thalassinidae* DANA. Rostrum gut entwickelt. Linea thalassinica vorhanden. Antennenschuppe fehlt. Erstes und zweites Pereiopodenpaar subchelat. Abdominalpleuren klein. Drittes, viertes und fünftes Pleopodenpaar mit Stylamblys. Diäresis fehlt.

Fossile Vertreter sind unbekannt. Rezent nur eine Gattung.

Familie *Axianassidae* SCHMIDT. Rostrum schwach entwickelt. Linea thalassinica vorhanden. Erstes Pereiopodenpaar mit unsymmetrischen Scheren, fünftes Paar subchelat, die übrigen mit einfachen Klauen. Abdominalpleuren reduziert. Stylamblys fehlt, ebenso Diäresis.

Nur eine lebende Gattung, fossile Formen unbekannt.

Familie *Callianassidae* BATE. Rostrum gut entwickelt oder klein. Linea thalassinica vorhanden. Antennenschuppe reduziert. Erstes Pereiopodenpaar mit Scheren oder subchelat. Zweites Pereiopodenpaar mit normaler Schere oder einfacher Klaue. Abdominalpleuren reduziert oder ganz fehlend. Mit oder ohne Stylamblys, ohne Diäresis.

*Protocallianassinae* n. subfam. Pleuren des ersten Abdominalsegments fehlend, an den folgenden Abdominalsegmenten mäßig entwickelt. Erstes Scherenpaar gut entwickelt, groß, unsymmetrisch.

Ausgestorbene Unterfamilie; hierher

Gattung *Protocallianassa* n. gen.<sup>18)</sup>. Obere Kreide.

*Upogebiinae* BORRADAILE und *Callianassinae* BORRADAILE sind beide durch vollständiges Fehlen der Abdominalpleuren charakterisiert. Die Unterschiede bestehen in dem breiten (*Upogebiinae*), bzw. kleinen (*Callianassinae*) Rostrum sowie dem symmetrischen bzw. unsymmetrischen ersten Pereiopodenpaar.

Zahlreiche fossile Scherenreste aus dem Tertiär, zum großen Teil auch aus der Kreide sind durchweg als *Callianassa*-Scheren beschrieben. Sie gehören zweifellos nicht alle dieser Gattung an; ja, nach der Ausbildung der Scheren zu schließen, dürften unter diesen beide Unterfamilien (*Upogebiinae* und *Callianassinae*) vertreten sein.

## 2. Tribus *Paguridea* HENDERSON

Kephalothorax meist weichhäutig in verschiedene, gegeneinander bewegliche Platten geteilt, entweder gerundet ohne Seitenkanten oder seltener mit Seitenkanten; dann krabbenähnlich und fest. Abdomen meist unsymmetrisch, weich, mitunter unter das Sternum geschlagen. Kephalothorax nicht mit dem Epistom verbunden. Antennenstiel mit stachelförmiger Schuppe. Äußerer Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig. Erstes Pereiopodenpaar mit

kräftigen, stark unsymmetrischen Scheren. Das fünfte oder auch das vierte und fünfte Pereiopodenpaar klein, reduziert, subchelat oder mit einfacher Klaue. Uropoden vorhanden oder fehlend. Kiemen Trichobranchien oder häufiger Phyllobranchien. Sexualanhänge in beiden Geschlechtern fehlend. Genitalöffnungen koxal gelegen.

Die Ontogenie ist stark abgekürzt, normalerweise ungefähr vier larvale Stadien. Ein Mysisstadium wird unterdrückt, indem an den Pereiopoden nie mehr Exopoditen zur Anlage kommen (Metazoöa). An den drei Maxillipeden treten noch Exopoditen auf. Der Metazoöa folgt ein dem Megalopastadium der Brachyuren entsprechendes, als Glaukothoë bezeichnetes Dekapodidstadium.

Die Familie *Pomatochelidae* STEBB. (= *Pylochelidae* BATE) zeichnet sich durch ein normal symmetrisches Abdomen aus, dessen Terga noch verkalkt sind und an dem noch sämtliche Pleopoden zur Entwicklung kommen. Sie sind in der Gegenwart auf die Tiefsee beschränkt und verkriechen sich in Dentalienschaften und ähnlichem. Demgegenüber ist bei den *Paguridae* DANA der hintere Abschnitt des Karapax weich, ebenso sind die Terga der Abdominalsegmente nicht mehr verkalkt, das Abdomen selber ist stark asymmetrisch. Die Pleopoden kommen meist nur noch auf der einen Seite zur Entwicklung. Die Kiemen sind bei der ersten Familie stets Trichobranchien, in der zweiten meist Phyllo-, nur noch selten Trichobranchien.

Die Scheren, die bei der Weichhäutigkeit des Karapax und des Abdomens allein erhaltungsfähig sind, sind in beiden Familien sehr ähnlich, so daß eine Unterscheidung auf Grund dieser nicht möglich ist. Die Beschränkung der Pomatocheliden auf die Tiefsee und ihre primitivere Organisation (Trichobranchien, symmetrisches Abdomen) deutet auf ein relativ hohes Alter. Da außerdem das Vorkommen in der Tiefsee zweifellos durch sekundäre Einwanderung in größere Tiefen bedingt ist (cf. *Eryonidea*, *Galatheidea*, viele Brachyuren), dürften die jurassischen Funde vielleicht zweckmäßiger den Pomatocheliden als den Paguriden zugeteilt werden. Es handelt sich dabei um folgende, allerdings nur aus Scheren bekannte Gattungen, wobei aber der ganze Scherenhabitus eindeutig auf *Paguridea* hinweist: Gattung *Goniochirus* ETALLON und *Palaeopagurus* VAN STRAELEN aus dem Lias bis Malm. Gattung *Orhomalus* ETALLON aus dem Dogger bis Malm. Gattung *Pustulina* QUENSTEDT aus dem Malm<sup>18</sup>).

Aus der Kreide sind nur unsichere Reste bekanntgeworden, während aus dem Tertiär die lebenden Gattungen *Flupagurus*, *Paguristes*, *Pagurus*, *Dardanus* und *Petrochirus* beschrieben werden.

Die Familie *Coenobitidae* DANA steht den Paguriden sehr nahe, lebt aber terrestrisch. Fossile Reste unbekannt.

Die beiden Familien *Lomisidae* BOUVIER und *Lithodidae* BOUVIER zeichnen sich durch ein fest unter das Sternum geschlagenes Abdomen und dadurch bedingten Krabbenhabitus aus. Trotzdem der Karapaxpanzer bei beiden recht kräftig ist, sind fossile Formen unbekannt. Es dürfte sich erst um jüngere Gruppen dabei handeln.

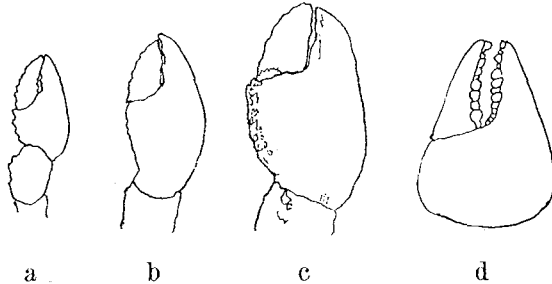


Fig. 9. Paguridenscheren: a *Paguristes*, rezent; b *Parapagurus*, rezent, c *Eupagurus*, rezent; d *Orhomalus Deslongchampsii* Hée, Lusitanien (n. VAN STRAELEN).

### 3. Unterordnung *Palinura* n. subordo

Karapax zylindrisch langgestreckt, häufiger jedoch dorsoventral abgeplattet, dann mit scharfem Seitenrand. Abdomen stets kräftig entwickelt, so lang oder länger als der Karapax. Stiel der äußeren Antennen fünfgliedrig, frei oder teilweise verwachsen. Skaphozerit vorhanden oder fehlend. Dritte Maxillarfüße kräftig beinförmig, siebengliedrig, seltener mit verbreiterten Gliedern. Pereiopoden sechs- oder siebengliedrig, meist alle mit einfacher Klaue endigend, nur das fünfte Paar häufig subchelat. Wo auch die vorderen Pereiopoden Scheren tragen, befindet sich der Daktylus auf der Außenseite. Pleopoden mit Stylamblys. — Ein eigentliches Rostrum fehlt entweder ganz oder ist — in wenigen Fällen — nur schwach entwickelt. Im Normalfall ist der Stirnrand breit, quer abgestutzt.

Die Unterordnung der *Palinura* ist eine deutlich und klar umschriebene Gruppe. Ihre Selbständigkeit zeigt sich auch in ihrer Ontogenie, soweit sie bei den rezenten Formen bekannt ist. Die erste freie Larve ist stets eine Mysislarve, aber mit starken kainogenetischen Abwandlungen gegenüber dem Normalfall (*Eryoneicus*, *Phyllosoma*).

### I. Abteilung *Glypheidea* (nov.)<sup>19)</sup>

Karapax zylindrisch, schwach dorsoventral abgeplattet, bei höher differenzierten Formen mitunter schwach lateral zusammengedrückt. Antennenstiel frei, fünfgliedrig, mit breit blattförmiger oder dornförmiger oder ohne Deckschuppe. Die vorderen Pereiopoden stets in einfachen Klauen endigend, die hinteren mitunter subchelat. Karapax deutlich gegliedert, stets durch eine kräftige Nackenfurche, meist noch durch zwei Rückenfurchen. Uropoden und Telson vollkommen verkalkt, mit oder ohne Diäresis. Schwaches gerundetes oder zugespitztes Rostrum vorhanden.

Die Ontogenie dieser vollkommen erloschenen Abteilung ist unbekannt.

#### Tribus *Pemphicoida* (nov.)<sup>20)</sup>

Karapax zylindrisch bis schwach depressiform, ohne Seitenrand, mit breitem gerundetem Rostrum. Panzerung kräftig. Oberfläche stark skulptiert. Oberflächengliederung sehr differenziert. Die Orbita ist schmal, oben durch den Seitenrand des Rostrums, unten durch einen Suborbitaldorn geschützt. Antennulen mit kurzen Geißeln und kurzen zylindrischen Stielgliedern. Äußere Antennen mit langen kräftigen Geißeln; Stiel fünfgliedrig, mit zylindrischen, dicken, kurzen Stielgliedern und breit blattförmiger Deckschuppe. Dritter Maxillarfuß groß, beinförmig. Pereiopoden mit einfachen Klauen, zweites und drittes Paar vielfach subchelat. Erstes Pereiopodenpaar sechsgliedrig. Abdomen kräftig. Telson breit, gerundet quadratisch. Uropoden oval, mit Diäresis.

Hierher nur eine Familie

#### *Pemphicidae* VAN STRAEL.

von der nur eine Gattung (*Pemphix* H. v. MEYER) mit wenigen Arten aus dem germanischen Muschelkalk bekannt geworden ist.

#### Tribus *Glypheoida* VAN STRAELEN

Karapax zylindroidisch oder schwach lateral zusammengedrückt. Dreieckiges Rostrum vorhanden. Panzer fest oder auch ziemlich dünn. Nackenfurche stets kräftig, dahinter zwei parallele,  $\pm$  kräftige Rückenfurchen. Geißeln der Antennulen kurz oder mäßig lang. Geißeln der Antennen lang, ebenso der fünfgliedrige Stiel, dessen Glieder zylindrisch sind. Deckschuppe schmal dornförmig oder fehlend. Dritter Kieferfuß kräftig, beinförmig. Pereiopoden durch-

weg mit Klauen; erstes Paar stets wesentlich kräftiger als die übrigen. Abdomen lang. Uropoden mit oder ohne Diäresis.

Fam. *Glypheidae* WINCKLER. Karapax zylindrisch, kräftig bepanzert. Nackenfurche und Rückenfurche deutlich. Vor der Nackenfurche verschiedene — meist drei jederseits — Längskanten. Stiel der Antennen mit dornförmiger, schmaler, vielfach ziemlich

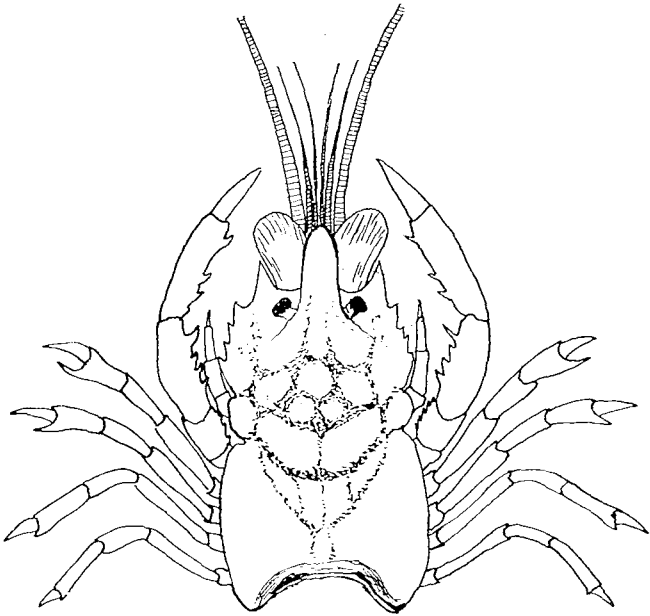


Fig. 10. *Glypheidea, Pemphicoida*. Karapax von *Pemphix Sueurii*, ob. Muschelkalk (n. ASSMANN).

langer Deckschuppe. Augen, soweit bekannt, langgestielt. Erster Pereiopode sehr kräftig, aber nie besonders verlängert. Uropoden stets mit Diäresis.

Die Hauptentfaltung der Familie fällt in den Jura. Es sind folgende Gattungen bekannt:

Gattung *Litogaster* H. V. MEYER em. WÜST.<sup>21)</sup> Verschiedene Arten aus dem germanischen Muschelkalk. Eine von ETALLON beschriebene Art aus dem Buntsandstein konnte bis jetzt nicht bestätigt werden.

Gattung *Aspidogaster* ASSMANN<sup>22)</sup>, german. Muschelkalk.

*Glypheidarum* n. gen. (?) *tantalus* WÖHRMANN sp., Raibler Schichten.

Gattung *Glyphea* H. V. MEYER em. BEURL. Im ganzen Jura verbreitet. Nach der Skulptur empfiehlt es sich, zwei Untergattungen zu unterscheiden:

Untergatt. *Glyphea* n. subg., mit einfachen Höckern.

Untergatt. *Squamosoglyphea* n. subg.<sup>23)</sup>, Höcker schuppenförmig.

Gattung *Glypheopsis* BEURLEN, Jura, vermutlich bis ins Senon reichend.

Gattung *Trachysoma* BELL, London clay, *Glypheopsis* sehr nahestehend.

Gattung *Paraglyphea* BEURLEN, im ganzen Jura verbreitet.

Gattung *Pseudoglyphea* OPPEL em. BEURLEN<sup>24)</sup>, Lias und Dogger.

Fam. *Mecochiridae* VAN STRAELLEN. Karapax zylindrisch oder schwach lateral zusammengedrückt. Panzer mäßig kräftig bis dünn. Nackenfurche kräftig, nach vorn verschoben, Rückenfurchen sehr schwach. Geißeln der Antennulen kurz, Geißeln der Antennen lang. Antennenstiel zylindrisch, lang, ohne Deckschuppe. Augensteriele kurz. Pereiopoden mit einfacher Klaue; erstes Paar stark verlängert. Uropoden mit oder ohne Diäresis.

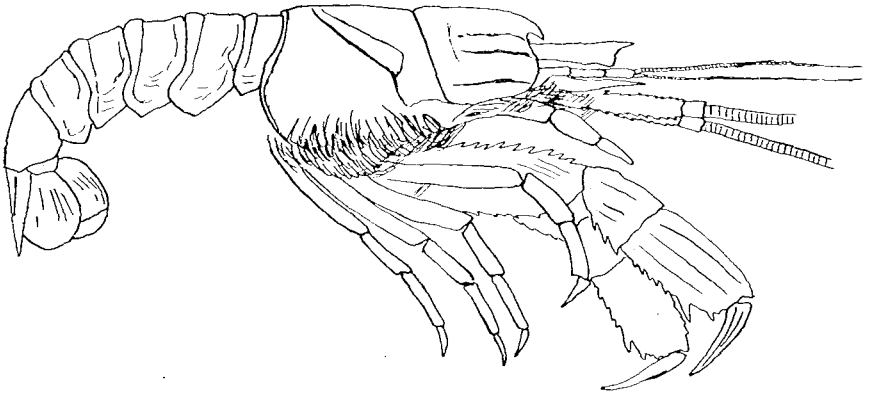


Fig. 11. *Glypheidea*, *Glypheidae*. *Glyphea pseudoscyllarus* SCHLOTH., ob.†Malm (n. OPPEL).

Hauptentfaltung im Jura. Es sind folgende Gattungen bekannt:

Gattung *Scapheus* WOODWARD aus dem Lias.

Gattung *Eumorphia* H. V. MEYER nov. em.<sup>25)</sup>, Lias bis unterer Malm.

Gattung *Selenisca* H. V. MEYER<sup>26)</sup>, Malm.

Gattung *Mecochirus* GERMAR, verbreitet im ganzen Jura.

Gattung *Meyeria* MC COY, untere Kreide.

(?) Gattung *Praeatya* WOODWARD aus dem englischen Lias ist sehr ungenügend bekannt, dürfte aber hierher gehören.

## 2. Abteilung *Eryonidea* DE HAAN<sup>27)</sup>

Karapax breit, dorsoventral abgeplattet, mit scharfem, meist gezähntem Seitenrand. Eigentliches Rostrum nicht vorhanden; Stirnrand breit, rechteckig abgestutzt, meist glatt, gerade oder konkav. Antennulen mit dreigliedrigem normalem Stiel, manchmal mit Stylozerit. Äußere Antennen mit kurzer oder verlängerter Geißel,



freiem fünfgliedrigem Stiel und schwacher Deckschuppe. Augen entweder wohl entwickelt, dann meist mit kurzem und reduziertem Stiel, oder aber rückgebildet zu funktionslosen Rudimenten. Seiten des Karapax nach unten umgeschlagen und fest mit der Pterygostomialregion verwachsen. Dritter Maxillarfuß fünfgliedrig ohne Exopodit; entweder einfach beinförmig oder mit verbreiterten Basalgliedern. Pereiopoden alle siebengliedrig. Die vier vorderen oder alle fünf Paare mit charakteristisch gestalteten Scheren, deren Dactylus stets auf der Außenseite sitzt. Abdomen lang, ebenfalls dorsoventral abgeplattet; Abdominalsegmente mit Mittelkante.

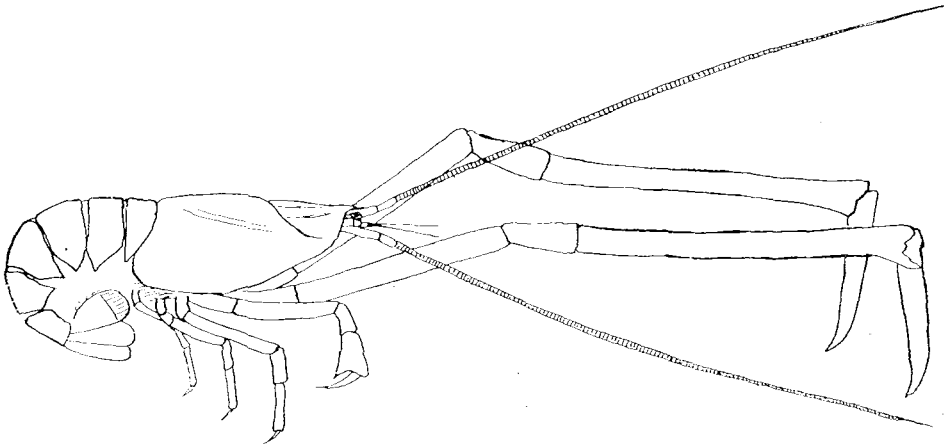


Fig. 12. *Glypheidea*, *Mecochiridae*. *Mecochirus longimanus* SCHLOTH., ob. Malm (n. OPPEL).

Telson und Uropoden vollkommen verkalkt. Telson schmal, spitz, dreieckig oder gerundet. Uropoden mit oder ohne Diäresis.

Ontogenie der wenigen rezenten Vertreter dieser Abteilung sehr charakterisch. Larve als *Eryoneicus* beschrieben. Das erste freie Stadium ist eine Mysislarve, bei der die beiden hinteren Maxillipeden einen kräftig entwickelten Exopoditen besitzen; die zwei vorderen Pereiopodenpaare sind ebenfalls schon wohl entwickelt und tragen einen Exopoditen. Die hinteren Pereiopoden sind erst als kleine Stummel angelegt. Schon auf dem folgenden zweiten Stadium verschwinden die Exopoditen auf den Maxillipeden und den beiden vorderen Pereiopoden. Die drei hinteren Pereiopoden legen überhaupt keinen Exopoditen mehr an. Die Larve besitzt stets einen dick kugelig geblähten, charakteristischen Cephalothorax mit eigenartiger Bestachelung.

Familie *Tetrachelidae* n. fam. Karapax gerundet rechteckig, mäßig stark verbreitert. Regionengliederung stark differenziert. Augen wohl entwickelt, nach vorn gerichtet, in schwachen

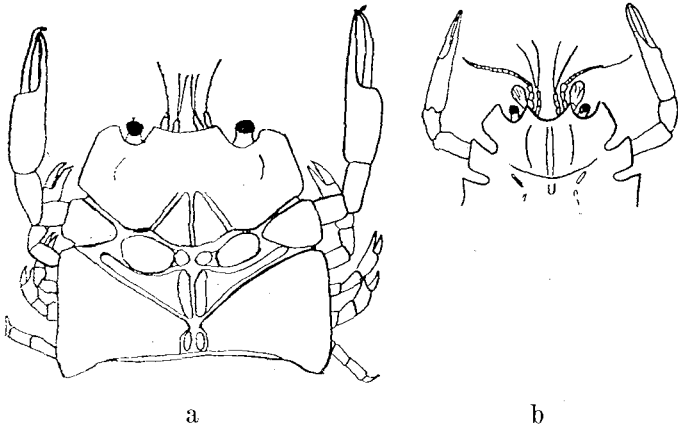


Fig. 13. *Eryonidea*. a Karapax von *Tetrachela*, Raibler Schichten (n. GLAESSNER); b Karapax von *Coleia barrovensis* MCCOY, Lias (n. WOODWARD).

Ausschnitten des Vorderrandes, seitlich des breiten Stirnrandes. Antennengeißeln kurz. Dritter Maxillarfuß mit verbreitertem Ischium. Telson breit gerundet; Diäresis vorhanden.

Hierher nur eine Gattung:

*Tetrachela* REUSS, aus den Raibler Schichten.

Familie *Coleiidae* VAN STRAELEN. Karapax breit, oval rechteckig. Rostralrand breit, in der Mitte konkav eingebuchtet. Seitlich desselben mäßig tiefe Einbuchtungen, in denen die wohl entwickelten, kurzgestielten Augen sitzen. Oberfläche des Karapax mit drei Längskanten und einer kräftigen Nackenfurche. Antennengeißeln kurz. Dritter Maxillarfuß verbreitert. Erster Pereiopode nicht wesentlich länger als die übrigen. Vier Scherenpaare vorhanden. Telson dreieckig zugespitzt. Uropoden mit Diäresis.

Hierher gehören

Gattung *Coleia* BRODERIP, aus dem Lias.

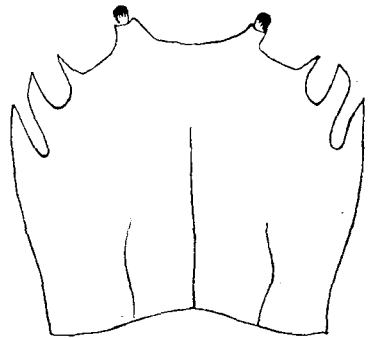


Fig. 14. *Eryonidea*. Karapax von *Eryon arctiformis* SCHLOTH., ob. Malm.

Gattung *Hellerocaris* VAN STRAELEN, aus dem oberen Dogger.

Gattung *Tropifer* GOULD, aus dem Rhät, gehört aller Wahrscheinlichkeit nach hierher; Stellung unsicher.

Familie *Eryonidae* DANA n. em. Karapax breit oval bis annähernd kreisrund. Ohne Längskanten, mit schwacher Nackenfurche oder Nackenfurche fehlend. Augen gut entwickelt, gestielt beweglich oder auf sehr kurzem Stiel. Nicht nach vorn gerichtet, wie bei den übrigen Familien, sondern nach der Seite. Augenstiel seitlich der Basis der äußeren Antennen ansetzend. Antennen-geißeln kurz. Dritter Maxillarfuß mit verbreitertem Ischium. Seitenrand des Karapax scharf, ausgelappt. Vier Pereiopodenpaare mit Scheren; vorderes Paar wesentlich verlängert. Telson dreieckig zugespitzt oder rechteckig abgestutzt. Uropoden ohne Diäresis.

Hierher gehören folgende Gattungen:

Gattung *Proeryon* BEURLEN, ob. Lias.

Gattung *Eryon* DESMAREST, ob. Dogger bis ob. Malm.

Gattung *Cyclocaris* n. gen.<sup>28)</sup>, ob. Malm.

Gattung *Knebelia* VAN STRAELEN, ob. Malm.

Familie *Polychelidae* n. fam. Karapax rechteckig, nur mäßig breit. Rostralrand konkav. Seitlich desselben tiefe runde, nach vorn gerichtete Augenausschnitte, wie bei den Coleiiden. Augen jedoch nur rudimentär oder ganz rückgebildet. Antennen-geißeln lang. Dritter Maxillarfuß einfach beinförmig ohne verbreitertes Ischium. Vier, vielfach fünf Pereiopoden mit Scheren. Erstes Paar stark verlängert. Telson schmal, zugespitzt, dreieckig oder rechteckig abgestutzt. Uropoden ohne Diäresis.

Die Polycheliden sind die einzige Familie, die auch rezente Vertreter aufweist; dieselben jedoch auf die Tiefsee beschränkt. Hierher gehören außer den beiden lebenden Gattungen *Polycheles* (= *Pentacheles*) und *Willemoesia* folgende fossile Gattungen:

Gattung *Palaeopentacheles* V. KNEBEL, ob. Malm.

Gattung *Palaeopolycheles* V. KNEBEL, ob. Malm.

Gattung *Willemoesiocaris* VAN STRAELEN, ob. Dogger.

### 3. Abteilung *Scyllaridea* STEBBING<sup>29)</sup> (= *Loricata* HELLER)

Karapax zylindrisch oder dorsoventral abgeplattet, ohne oder mit Seitenrand. Erstes Stielglied der äußeren Antennen mit dem Epistom verwachsen. Skaphozerit fehlt. Dritter Maxillarfuß beinförmig, ohne verbreiterte Glieder, mit Exopodit. Segment der inneren Antennen und Epistom teilweise mit dem Karapax verwachsen. Pereiopoden durchweg sechsgliedrig, stets mit einfacher

Klaue. Nur das fünfte Pereiopodenpaar beim Männchen vielfach subchelat. Telson breit, gerundet quadratisch. Telson und Uropoden in einen proximalen verkalkten und einen distalen weichhäutigen Abschnitt geteilt. Die Kiemen sind Trichobranchien.

Die Ontogenie ist sehr charakteristisch. Das erste freie Larvenstadium ist die Mysislarve, die jedoch als *Phyllosoma* stark

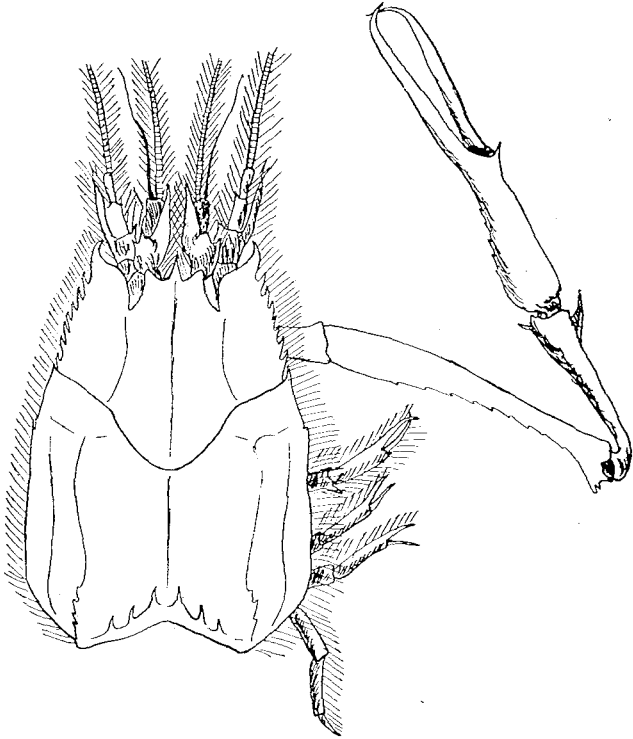


Fig. 15. *Eryonidea*. Karapax von *Polycheles typhlops* HELLER, rezent (n. BALSS).

känogenetisch abgewandelt ist. Der Übergang aus dem Mysis- ins Dekapodidstadium ist vermutlich sprunghaft.

Familie *Palinuridae* GRAY. Der Karapax ist zylindrisch, ohne scharfen Seitenrand. Pleuren stark eingebogen. Augen in kleiner oder in nur unvollkommener Orbita gelegen, die durch Verwachsung des Cephalothorax mit dem Segment der inneren Antennen gebildet wird. Äußere Antennen mit langer Geißel. Stielglieder kräftig, zylindrisch, bedornt. Antennulen mit kurzen Geißeln, aber sehr langen zylindrischen Stielgliedern.

Hierher gehören an fossilen Formen:

Gattung *Palinurina* MÜNSTER, vom Lias und Malm bekannt. Hier mag bemerkt werden, daß auch die typische *Phyllosoma*-Larve aus dem oberen Malm schon bekannt ist.

Gattung *Podocratus* GEINITZ, aus dem Senon Mitteleuropas. (Einige Formen aus der Oberkreide Nordamerikas wurden von ORTMANN und WOODWARD als *Linuparus* bestimmt, aber von RATHBUN mit *Podocratus* vereinigt. Neben weitgehenden Ähnlichkeiten bestehen aber doch gewisse Unterschiede; so sind die Abdominalpleuren der amerikanischen Formen einfach dreieckig, bei *Podocratus* aber gerundet viereckig und mehrspitzig. Ferner ist der Stiel der äußeren Antennen dünner als bei *Podocratus*. Generische Trennung der amerikanischen Formen von *Podocratus* dürfte sonach wohl geboten sein.)

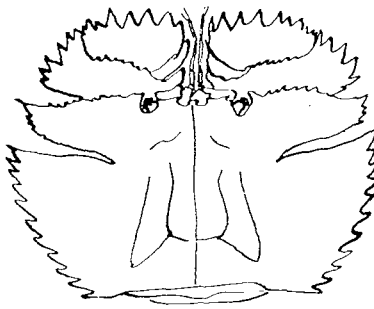


Fig. 16. *Scyllaridea*. Karapax von *Ibbacus*, rezent.

Gattung *Eurycarpus* SCHLÜTER, aus dem Senon Westfalens, nur ganz ungenügend bekannt.

Gattung *Thenops* BELL, aus dem London clay.

Gattung *Archaeocarabus* MCCOY, ungenügend bekannt, aber wohl hierher gehörig. Aus dem London clay.

Ein sehr unvollständig bekanntes Stück aus dem Obersenon wurde durch SCHLÜTER als *Palinurus* (?) beschrieben.

Familie *Cancerinidae* n. fam. Karapax zylindrisch oder depressiform, breit. Nackenfurche stark nach hinten ausgebuchtet. Rostralrand von mittlerer Breite, ungefähr ein Drittel der Cephalothoraxbreite. Innere Antennen kurz, dünn. Äußere Antennen mit kurzen dicken zylindrischen Stielgliedern und kurzer nur weniggliedriger, keulenförmiger Geißel.

Hierher nur eine Gattung aus dem oberen Jura:

Gattung *Cancerinos* MÜNSTER<sup>30)</sup>.

Familie *Scyllaridae* GRAY. Karapax flach, depressiform, mit scharfer, meist gezählter Seitenkante. Augen in Augenhöhlen gelegen, die vom Stirnrand des Karapax gebildet werden. Äußere

Antennen kurz. Stielglieder verbreitert, flach, blattförmig; Geißel ungegliedert, in ein breites, flaches, schuppenförmiges Glied umgewandelt.

Fossil nur eine hierhergehörige Gattung bekannt:

Gattung *Scyllaridia* BELL, aus dem London clay.

#### 4. Unterordnung *Heterura* nov.

Karapax mehr oder weniger verkürzt, breit, dorsoventral abgeplattet, seltener kugelig. Mit meist deutlich entwickeltem Seitenrand. Abdomen mehr oder weniger stark reduziert, symmetrisch, abgeflacht und mehr oder weniger vollständig unter den Karapax eingeschlagen. Sternum breit entwickelt. Uropoden vorhanden oder reduziert, meist ganz fehlend. Erstes Pereiopodenpaar stets mit Scheren, zweites und drittes Paar stets scherenlos, dagegen vielfach das fünfte oder auch das vierte und fünfte Paar subchelat und in besonderer Weise differenziert. Die Kiemen sind Phyllobranchien, nur in seltenen Fällen sind noch Trichobranchien vorhanden.

Die Ontogenie ist in der ganzen, sehr formenreichen Gruppe sehr charakteristisch. Das erste freie Stadium ist die *Zoëa* mit nur zwei gut entwickelten Maxillipeden, deren Exopodite kräftig sind und zum Schwimmen dienen. Die dritten Maxillipeden und die Pereiopoden erscheinen erst auf den folgenden Stadien. In diesen frühen Entwicklungsstadien ist der Karapax mit langen Schwebestacheln verziert, die jedoch in den beiden hierhergehörigen Abteilungen verschieden ausgebildet und angeordnet sind. Bezeichnend ist, daß ein Mysisstadium nie auftritt, d. h. mit einer Ausnahme (Gattung *Dromia*) werden an den Pereiopoden nie mehr Exopoditen angelegt. Das Mysisstadium ist demnach durch die *Metazoëa* ersetzt. Bei der Abteilung der Brachyuren folgt der *Metazoëa* das für diese Gruppe charakteristische *Megalopa*-Stadium, in dem die Pereiopoden schon die Ausbildung des erwachsenen Tieres zeigen, aber auf der anderen Seite noch ein makrurenartiges ausgestrecktes Abdomen mit gut entwickelten Pleopoden vorhanden ist. Die *Megalopa*-Larve schwimmt noch frei herum. Der *Megalopa* folgt das Brachyurenstadium mit eingeklapptem Abdomen.

Die *Heterura* sind die formenreichste Dekapodengruppe, die offensichtlich in der Gegenwart auch noch die größte Plastizität und Entwicklungsfähigkeit besitzt. Die Aufteilung in zwei Abteilungen (*Anomura* und *Brachyura*) ergibt sich von selbst.

### I. Abteilung *Anomura* s. str. (BOUVIER)

Karapax stets mit Seitenkante. Abdomen nur unvollständig unter das Sternum geschlagen. Uropoden stets vorhanden. Epistom nicht mit dem Karapax verbunden. Fünftes Pereiopodenpaar klein und umgebildet.

#### Tribus *Galatheidea* HENDERSON<sup>31)</sup>

Körper symmetrisch, dorsoventral abgeplattet, mit gut entwickeltem Abdomen und meist breitem Schwanzfächer. Cephalothorax meist mit gut entwickeltem Rostrum. Antennenstiel vier- oder fünfgliedrig, mit oder ohne Schuppe. Dritter Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig oder mit verbreiterten Gliedern. Pereiopoden sechsgliedrig. Fünftes Pereiopodenpaar subchelat. Kiemen meist Phyllobranchien, selten Trichobranchien.

Familie *Aegleidae* DANA. Kiemen Trichobranchien. Antennenstiel fünfgliedrig, ohne Schuppe. Rostrum dreieckig, glatt, mit Mittelkante. Nur eine Gattung im Süßwasser von Südamerika. Fossil unbekannt.

Familie *Chirostylidae* ORTMANN. Phyllobranchien. Die Arthrobranchien auf die Seiten des Karapax heraufgerückt. Antennenstiel fünfgliedrig mit dornförmiger Schuppe. Pleopoden z. T. reduziert. Rostrum dreieckig glatt oder dornförmig, ohne Mittelkante. Meist in der Tiefsee.

Familie *Galatheidae* DANA. Rostrum gut entwickelt, dreieckig oder dornförmig, glatt oder mit gezähntem Rand. Kiemen sind Phyllobranchien. Die Arthrobranchien in normaler Stellung. Antennenstiel viergliedrig, mit rudimentärer Schuppe oder Schuppe fehlend. Litoral und Tiefsee.

Unterfamilie *Galatheinae* ORTMANN, mit gut entwickelten Augen. Hierher die Gattung *Galathea* FABR., die vom Dan an bekannt ist.

Gattung *Palaeomunida* LÖR., steht *Galathea* sehr nahe, vielleicht sogar identisch. Aus dem Eozän.

Gattung *Protomunida* n. gen.<sup>32)</sup>, aus dem Dan und Paleozän.

Unterfamilie *Munidopsinae* ORTMANN, mit reduzierten Augen; an die Tiefsee angepaßt. Den Munidopsinen stehen sehr nahe die Gattungen

*Galatheites* BALSS (= *Gastrosacus* H. V. MEYER),

*Palaeomunidopsis* VAN STRAELEN,

*Munithaites* LÖRENTHEY,

sämtlich aus dem Jura stammend. Doch dürften hier die Augen noch wohl entwickelt gewesen sein, so daß eine unmittelbare Zureihung zu den *Munidopsinae* nicht zweckmäßig erscheint. Diese Gattungen wären daher in einer dritten Unterfamilie, *Galatheitinae* n. subfam., zu vereinigen. Die Galatheitinen zeigen auch nahe Beziehungen zu den Chirostylisten.

Familie *Porcellanidae* HENDERSON. Rostrum breit und kurz, oft fehlend. Kiemen sind Phyllobranchien. Abdomen brachyurenähnlich eingeschlagen.

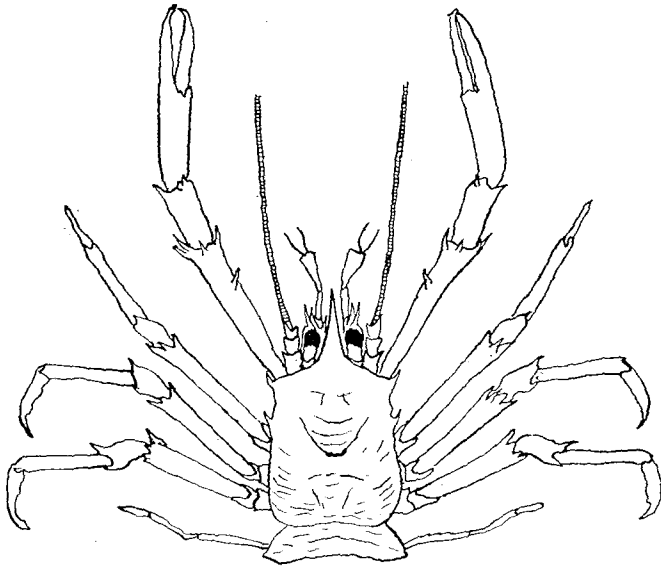


Fig. 17. *Galathea munidopsis Chuni* DOFLEIN, rezent. Habitusbild des Karapax (die reiche Behaarung ist weggelassen) (n. DOFLEIN u. BALSS).

Aus der oberen Kreide hat MILNE EDWARDS 1882 einen Dekapoden beschrieben — aber nicht abgebildet —, der sehr gut erhalten, einwandfrei der Gattung *Porcellana* zuzurechnen sei (*P. antiqua* M. EDW.). Weitere fossile Funde sind nicht bekannt geworden.

#### Tribus *Hippidea* DE HAAN<sup>33)</sup>

Körper gerundet, mit unter das Sternum geschlagenem Abdomen. Cephalothorax mit Seitenkante. Äußere Antennen mit fünfgliedrigem Stiel, selten mit Schuppe. Dritter Maxillarfuß bein förmig oder verbreitert als Deckel. Pereiopoden sechsgliedrig. Nur das erste Paar mit Scheren oder auch ohne solche. Fünftes



Pereiopodenpaar klein reduziert, in der Kiemenhöhle liegend. Kiemen sind Phyllobranchien. Uropoden vorhanden, aber keine Schwanzfächer bildend.

Nur zwei Familien: *Albuneidae* STIMPSON, mit Scheren an den ersten Pereiopoden, abgeplattetem Karapax und schmalem drittem Maxillarfuß. Die lebende Gattung *Blepharipoda* RANDALL beschreibt RATHBUN aus dem Oligozän.

*Hippidae* STIMPSON. Ohne Scheren an den ersten Pereiopoden. Karapax gerundet, mit seitlichen Verbreiterungen, die die hinteren Pereiopoden von oben bedecken. Merus des dritten Maxillarfußes verbreitert. Fossil unbekannt.

## 2. Abteilung *Brachyura* BORRADAILE

Karapax stets mit Seitenkante, meist verkürzt und verbreitert. Abdomen meist vollkommen unter das Sternum geschlagen, einzelne Abdominalsegmente vielfach miteinander verwachsen. Uropoden stets fehlend. Karapax mit dem Epistom an den beiden Seiten, meist auch vorn in der Mitte verwachsen.

### 1. Tribus *Dromiomorpha* nov.

Karapax meist breit und gerundet, seltener zylindrisch. Rostrum schwach, dreieckig, einspitzig oder dreispitzig, seltener auch mehrspitzig, aber selten mit Medianeinschnitt, der es in zwei Hälften teilt. Augenhöhlen meist unvollständig, nur selten gut entwickelt. Die innere Orbitalspalte bleibt jedoch meist offen. Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern koxal oder beim Weibchen sternal und beim Männchen koxal, nur selten in beiden Geschlechtern sternal.

Die in dieser Abteilung zusammengefaßten Gruppen sind sehr vielgestaltig, so daß eine einheitliche Diagnose kaum möglich ist. Ihre Zusammenfassung war zweckmäßig, da all die verschiedenen Formen durch Übergangsformen miteinander aufs engste verknüpft sind, so daß in den *Dromiomorpha* im hier gegebenen Sinn stammesgeschichtlich eine wohlumgrenzte Einheit vorliegt, während in der früheren Zusammenfassung der höheren Brachyuren als Cyklometopen und Katametopen und ebenso in der moderneren Zusammenfassung als *Brachygnatha* eigentlich nur die gleichen Entwicklungsstadien zusammengeschlossen wurden.

1. Subtribus *Dromiacea* DE HAAN<sup>34)</sup>

Körper zylindrisch oder meist verbreitert und abgeplattet; dann mit Krabbenhabitus. Stirn dreieckig, ein- oder dreispitzig, vielfach zweispitzig. Epistom (mit einer Ausnahme) median mit der Stirn verbunden; ausnahmslos ist es mit den Pterygostomialregionen verwachsen. Epistom breit abgestutzt, Mundfeld quadratisch. Dritter Maxillarfuß beinförmig, oft auch proximal verbreitert. Pereiopoden durchweg sechsgliedrig, erstes Paar mit Scheren; letztes, vielfach die beiden letzten Paare subchelat, umgebildet und dorsal verschoben. Äußere Antennen mit viergliedrigem Stiel, ohne Deckschuppe. — Abdomen unvollständig und locker oder auch fest unter das Sternum geschlagen. Sternum meist schmal. Uropoden rudimentär oder ganz fehlend. — Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern koxal. Die Kiemen sind Trichobranchien, meist jedoch Phyllobranchien.

Familie *Homolodromiidae* ALCOCK. Karapax länger als breit, zylindrisch; ohne scharfen Seitenrand. Orbiten fehlen, höchstens schwache Orbitalrinnen seitlich des Rostrums entwickelt. Dritte Maxillarfüße beinförmig, nicht verbreitert. Die Kiemen sind meist Trichobranchien. Epipoditen auf den ersten drei Pereiopoden stets vorhanden.

In der Gegenwart gehören nur zwei Gattungen hierher, die auf die Tiefsee (*Homolodromia* MILNE EDWARDS) oder die tiefere Flachsee (*Dricranodromia* M. EDW.) beschränkt sind. Fossil seit dem Jura bekannt. Hierher gehören:

Gattung *Pithonoton* H. V. MEYER, aus dem Jura.

Gattung *Mesodromilites* WOODWARD, aus dem englischen Gault.

Gattung *Plagiophthalmus* BELL, aus dem Cenoman und dem Dan (England, Schweden).

Familie *Prosoptonidae* H. V. MEYER. Karapax zylindrisch, länger als breit, ohne scharfen Seitenrand oder verkürzt und verbreitert, z. T. mit Seitenrand. Größte Breite im hinteren Drittel gelegen. Cervikalfurche stets kräftig. Orbiten fehlen; dagegen sind stets langgestreckte Orbitalrinnen vorhanden, die darauf hindeuten, daß die Augenstiele durchweg sehr lang waren. Letztes Pereiopodenpaar nicht dorsal verschoben.

Die Prosoptoniden sind auf Jura und Kreide beschränkt und durch folgende Gattungen bis jetzt bekannt geworden:

Gattung *Prosopton* H. V. MEYER, Jura, Unterkreide.

Gattung *Protocarcinus* WOODWARD, Jura, vor allem Dogger.

Gattung *Charassocarcinus* VAN STRAELEN, nur im Lias verbreitet.

Die Gattungen *Lecythocaris* H. V. MEYER, *Oxythyreus* REUSS, *Nodoprosopton* BEURLEN,

*Coelopus* ETALLON, durchweg nur aus dem Malm bekannt<sup>36)</sup>.

Gattung *Mithracites* GOULD, aus dem englischen Gault.

Familie *Dynomenidae* ORTMANN. Karapax verbreitert, von Krabbenhabitus. Rostrum dreieckig kurz, einspitzig. Orbiten vorhanden, aber unvollständig. Nur ein Fußpaar, das letzte, dorsal verschoben und subchelat. Die Kiemen sind Trichobranchien, meist Phyllobranchien.

In der Gegenwart nur durch zwei Gattungen (*Dynomene* LATREILLE und *Acanthodromia* M. EDW.) vertreten. Hauptverbreitung in der Kreide. Hierher gehören: Gattung *Cyclothyreus* REMEŠ, aus dem Oberjura<sup>95</sup>.

Gattung *Etyus* MANTELL und *Xanthosia* BELL, aus dem Gault.

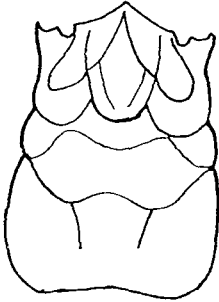


Fig. 18. *Dromiacea*. Karapax von *Charassocarcinus*, Lias (n. VAN STRAELEN).

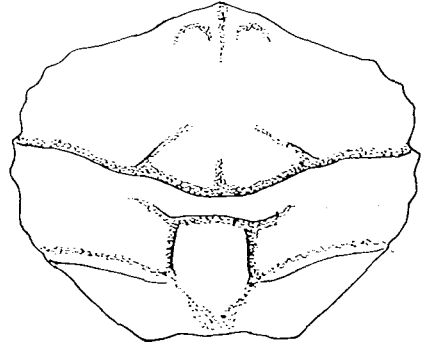


Fig. 19. *Dromiacea*. Karapax von *Dromiopsis* (*Dynomenidae*). Ob. Kreide.

Gattung *Trachynotus* BELL, *Cyphonotus* CARTER-BELL, *Diulax* BELL, aus dem Cenoman und *Gryptocarcinus* F. ROEMER, aus der Oberkreide (vielleicht bis ins Tertiär reichend).

Gattung *Dromiopsis* REUSS, aus dem Senon und Dan.

Gattung *Cyamocarcinus* BITTNER und *Pseudodromilites* BEURLÉN, aus dem Eozän.

Unsicher in ihrer Stellung, aber vermutlich hierher gehörig sind *Polycnemidium* REUSS (Turon) und *Binkhorstia* NOETLING (Maastricht).

Familie *Dromiidae* ALCOCK. Rostrum dreieckig, mit zwei Nebenspitzen, so daß das Rostrum dreispitzig ist; mitunter wird es durch Reduktion der Mittelspitze auch zweisepitzig. Karapax mit Krabbenhabitus. Scharfer Seitenrand vorhanden. Uropoden beim Männchen noch entwickelt. Die beiden hinteren Pereiopodenpaare klein und dorsal verschoben.

Hauptentfaltung in der Gegenwart. Die zahlreichen lebenden Gattungen sind vorwiegend litoral. *Dromia* reicht bis ins Eozän zurück. Fossil ist bekannt die

Gattung *Noellingia* BEURL., aus dem Eozän.

Gattung *Dromilites* MILNE EDWARDS, aus dem London clay, gehört entweder hierher oder zu den Homolodromiiden.

Familie *Homolidae* HENDERSON. Eigentliche Orbiten fehlen; dagegen sind Orbitalrinnen vorhanden. Cephalothorax langgestreckt, ohne scharfe Seitenkante, zylindrisch. Nur das letzte Pereiopodenpaar ist verkleinert und dorsal gerückt. Uropoden fehlen. Kiemen sind Phyllobranchien. — Die zahlreichen rezenten Formen sind vor allem Bewohner der tieferen Regionen.

Fossil sind bekannt:

Gattung *Gastrodorus* V. MEYER, aus dem Malm.

Gattung *Homolopsis* BELL, vom Gault bis ins Dan verbreitet.

Gattung *Hoplitocarcinus* BEURLEN, aus dem Senon.

Gattung *Palehomola* RATHBUN, aus dem Oligozän.

## 2. Subtribus *Oxyrrhyncha* LATREILLE<sup>36)</sup>

Karapax rundlich eiförmig, oder langgestreckt, nach vorn verschmälert, infolgedessen meist von ungefähr dreieckiger Gestalt (Dreieckskrabben). Rostrum meist in zwei lange Spitzen auslaufend. Epistom gegen das Mundfeld scharf abgegrenzt. Orbiten ganz fehlend oder nur unvollständig, durch Verwachsung von Supraokulardornen gebildet. Augen meist ziemlich lang gestielt. Pereiopoden meist lang und schlank („Seespinnen“). Antennulen longitudinal eingefaltet. Männliche Geschlechtsöffnungen meist koxal gelegen.

Familie *Hymenosomidae* STIMPSON. Karapax flach und dünn. Orbiten nicht entwickelt. Zweites Stielglied der äußeren Antennen mit dem Epistom, aber nie mit der Stirn verwachsen. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal.

Nur wenige rezente Gattungen, fossil ganz unbekannt.

Familie *Maiidae* ALCOCK<sup>37)</sup>. Karapax gewöhnlich kräftig gewölbt, nie stark abgeflacht. Seitenkante meist nicht entwickelt. Karapax nach vorn sich verschmälernd. Die Rostraldornen oft stark verlängert. Orbiten fehlend oder nur unvollständig entwickelt; mitunter durch kräftige und lange Supraokulardornen vertreten. Zweites Stielglied der äußeren Antennen mit dem Epistom, meist auch mit der Stirn verwachsen. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal gelegen.

Die sehr formenreiche Familie wird vor allem nach der Ausbildung der Orbiten in Unterfamilien eingeteilt. Die rezenten Gattungen sind hauptsächlich Stillwasserbewohner des tieferen Litorals, gehen aber auch in große Tiefen hinab.

Unterfamilie *Micromaiinae* n. subfam. Das zweite Stielglied der äußeren Antennen vollkommen frei, weder mit Epistom

noch mit der Stirn verwachsen. Karapax mit dem Typus der Maiiden. Die Orbiten erinnern vor allem an die Inachinen.

Hierher gehört:

Gattung *Micromaia* BITTNER, aus dem Eozän und Unteroligozän.

Gattung *Mithracia* BELL, aus dem London clay, ist möglicherweise mit *Micromaia* identisch.

Gattung *Pisomaia* LÖRENTHEY, aus dem Obereozän, dürfte ebenfalls hierher gehören, ist aber noch sehr ungenügend bekannt<sup>39)</sup>.

Unterfamilie *Inachinae* ALCOCK. Augen langgestielt; Orbiten fehlen ganz.

Unterfamilie *Acanthonychinae* ALCOCK. Augenstiel verkürzt. Orbita fehlt; Auge durch einen Supraokulardorn geschützt. Hierher dürfte die

Gattung *Periacanthus* BITTNER aus dem Eozän<sup>39)</sup> gehören.

Unterfamilie *Pisinae* ALCOCK. Ausgehöhlter Postorbitalzahn und Supraorbitaldorn vorhanden. Die Gattung *Hyas* LEACH ist vom Miozän an bekannt.

Unterfamilie *Maiinae* ALCOCK. Unvollständige Orbita vorhanden. Die Gattung *Maiia* LAM. ist vom Miozän an bekannt. Gattung *Micromithrax* NOETLING, aus dem Miozän. Eine Entscheidung über die Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Unterfamilie nicht möglich.

Familie *Parthenopidae* ALCOCK. Stirn schmal und dreieckig oder zweispitzig. Karapax dreieckig oder pentagonal. Seitenrand nicht zugespitzt. Orbita vorhanden. Basalglied der äußeren Antennen frei, nicht verwachsen, zylindrisch, meist in die innere Orbitalpalte eingeklemmt. Scherenfuß — im Gegensatz zu den Maiiden — wesentlich größer als die übrigen Pereiopoden und ziemlich steif. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal.

Von den beiden Unterfamilien *Parthenopinae* MIERS und *Eumedoninae* MIERS ist nur die erstere fossil vertreten, und zwar vom Eozän an:

Gattung *Phrynoslambrus* BITTNER im Eozän.

Die Gattung *Mesorhoea* STIMPSON soll vom Miozän an auftreten. Verschiedene „*Lambrus*“-Arten aus dem Eozän und Miozän gehören sicher hierher, doch ist die Gattungszugehörigkeit durchaus unsicher.

### 3. Subtribus *Ocypodoida* (nov.)<sup>40)</sup>

Karapax breit, viereckig oder abgerundet, mehr oder weniger gewölbt bis flach. Stirn schmal und vorragend, nur selten mäßig verbreitert. Orbiten fehlen, dafür sind lange Orbitalrinnen seitlich der schmalen Stirn vorhanden, so daß ein breiter Vorder-

rand abgeschieden wird. Die Augenstiele meist stark verlängert; die Augen gewöhnlich groß entwickelt. Äußere Antennen meist sehr klein. Antennulen gewöhnlich ohne besondere Antennulargruben, meist parallel zueinander, nur selten quergestellt, stets sehr klein. Sternum sehr breit. Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern sternal gelegen.

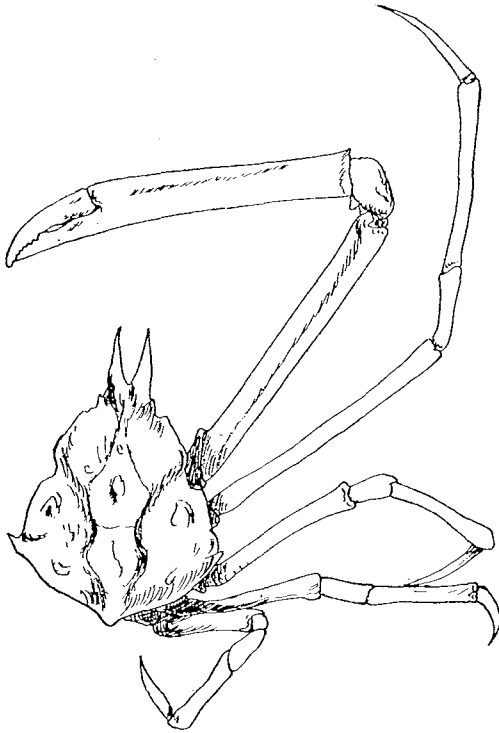


Fig. 20. *Ocyrrhyncha. Scyramathia Hertwigi* DOFLEIN, Habitusbild, rezent.  
(n. DOFLEIN).

Familie *Retroplumidae* GILL. Karapax flach, gerundet viereckig. Stirn sehr schmal, frei über das Interantennarseptum vorragend. Stiele der Antennulen groß, nicht in Antennulargruben eingefaltet. Orbiten und Orbitalrinnen fehlen. Augen langgestielt, aber reduziert. Epistom fehlt. Äußere Antennen mäßig lang. Sternum breit. Männliche Geschlechtsöffnung koxal mündend, aber in einem Gang bis auf das Sternum verlagert. Dritter Maxillarfuß schmal, beinförmig. Fünfter Pereiopode reduziert, subdorsal.

Die einzige rezente Gattung (*Retropluma* GILL) kommt nur in der Tiefsee (Indischer Ozean) vor. Fossil:

Gattung *Archaeopus* RATHBUN, obere Kreide von Nordamerika<sup>41</sup>).

Familie *Mictyridae* DANA. Karapax kugelig. Stirn schmal, abwärts gebogen. Antennulen senkrecht zueinander gestellt, nicht quer eingefaltet. Orbiten fehlen. Äußere Maxillarfüße breit, blattförmig. Atemöffnungen am Hinterrand des Karapax.

Hierher nur eine, in der Ebbezone des Indischen Ozeans lebende Gattung *Mictyris* LATREILLE; fossil unbekannt.

Familie *Ocypodidae* ORTMANN. Karapax viereckig oder gerundet viereckig, nur mäßig gewölbt. Stirn sehr schmal oder mäßig breit, vorragend. Orbitalrinnen sehr lang und gut umgrenzt. Supraorbitalrand stets ohne Einschnitte. Antennulargrube vorhanden; aber Antennulen sehr klein, meist parallel zueinander gerichtet, nur selten quergestellt. Antennen sehr stark reduziert. Augienstiel meist stark verlängert. Äußerer Maxillarfuß sehr verbreitert.

Drei Unterfamilien (*Ocypodinae* MIERS, *Scopimerinae* KEMP, *Macrophthalminae* DANA) werden unterschieden, die alle in der Ebbezone der tropischen Meere, vor allem in der indopazifischen Region, leben. Fossil als reine Strandbewohner und als an die Ebbezone extrem angepaßt ziemlich selten.

Fossil sind bekannt:

Gattung *Goniocypoda* WOODWARD aus dem Eozän, vermutlich zu den *Ocypodinae* gehörig.

Gattung *Macrophthalmus* LATREILLE (in der Gegenwart auf den indischen Ozean beschränkt), vom Miozän an, und zwar in Südeuropa bekannt.

Außerdem Gattung *Lörentheya* BEURLEN aus dem Mitteleozän und *Ocypodidae* n. gen. (*Goniocypoda sulcata* CARTER) aus dem Neokom.

#### 4. Subtribus *Cancriformia* GLAESSNER<sup>42</sup>)

Karapax langgestreckt oval oder meistens rundlich bis stark verbreitert und queroval. Stirn meist schmal, dreieckig, unpaar gezähnt, wobei in der Regel ein kräftiger Mittelzahn und zwei schwächere Nebenzähne vorhanden sind. Mitunter ist die Stirn auch verbreitert und gezähnt. Orbiten meist wohl entwickelt, aber Supraorbitalrand stets mit zwei Fissuren, die die Entstehung desselben aus drei Einzelloben deutlich erkennen lassen. Seitenrand meist zugespitzt. Vorderseitenrand gezähnt und meistens vom Hinterseitenrand deutlich getrennt. Vorderrand des Endostoms

wenig scharf. Antennulen longitudinal gestellt oder schräg eingefaltet. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal gelegen.

Familie *Corystidae* DANA. Karapax länglich oval, nicht verbreitert. Seitenrand unscharf. Epistom gegen das Mundfeld unscharf begrenzt. Augenhöhlen unvollkommen (aus unvollkommen verschmolzenen Supraokularloben gebildet). Antennulen längsgerichtet. Stiel der Antennen frei.

Die in der Gegenwart nicht sehr formenreich entwickelte Familie ist fossil nicht sicher nachgewiesen. Vielleicht gehören die beiden miozänen Gattungen *Andorina* LÖRENTHEY und *Microcorystes* LÖRENTHEY hierher.

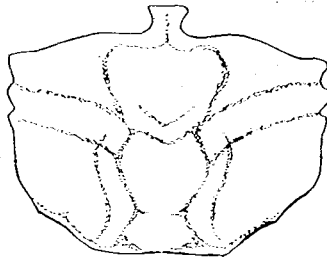


Fig. 21. *Ocyppodoidea*. Karapax von *Macrophthalmus*, rezent.

Familie *Atelecyclidae* ORTMANN. Karapax rundlich, aber nicht wesentlich verbreitert. Seitenränder gut entwickelt; Vorderseitenrand gezähnt aber nicht scharf vom Hinterseitenrand getrennt und die Vorderseitenrandbezaehlung vielfach auf den Hinterseitenrand übergreifend. Stirn schmal und kurz, einfach dreieckig oder unpaar gezähnt. Antennulen longitudinal. Antennen in der inneren Orbitalspalte stehend, mit zylindrischen Stielgliedern, von denen das zweite die Stirn erreicht. Antennengeißeln können fehlen. Epistom nicht scharf gegen das Endostom abgegrenzt. —

Von den beiden Unterfamilien, *Acanthocyclinae* ALCOCK und *Thiinae* ALCOCK sind fossile Vertreter unbekannt, während die *Atelecyclinae* ALCOCK mit *Avitehmessus* RATHBUN aus der oberen Kreide bekannt sind; *Atelecyclus* M. EDW. selber reicht bis ins Miozän zurück.

Familie *Lobocarcinidae* n. fam. Stirn mäßig breit, paarig gezähnt (4—6 Zähne). Supraorbitalrand aus drei unvollständig verschmolzenen Supraokularloben gebildet. Antennulen schräg eingefaltet. Stielglieder der Antennen zylindrisch. Karapax stark verbreitert; Vorderseitenrand stark zerlappt und gerundet in den Hinterseitenrand übergehend. Hinterrand seitlich in eigenartigen Auswüchsen endigend.



Hierher gehört nur die eigenartige, aber charakteristische Gattung *Lobocarcinus* REUSS aus dem Eozän<sup>43</sup>).

Familie *Canceridae* ORTMANN. Rostrum kurz, unpaarig gezähnt, gewöhnlich fünf Zähne, von denen der mittlere am weitesten nach vorn reicht. Antennulen longitudinal oder schwach schräg eingefaltet. Basalglied der Antennen groß, meist fest mit der Stirn verbunden. Geißeln kurz. Karapax stark verbreitert. Vorderseitenrand lobuliert und deutlich vom Hinterseitenrand getrennt.

Die Gattung *Cancer* LEACH tritt vom Miozän an häufiger auf.

Gattung *Branchiolambrus* RATHBUN aus dem Miozän.

## 2. Tribus *Xanthimorpha* (nov.)<sup>44</sup> (= *Brachygnatha* BORRAD. partim, *Brachyrhyncha* BORRAD. partim)

Karapax nur selten rundlich, meist queroval verbreitert oder viereckig. Ein eigentliches Rostrum fehlt; der Rostralrand ist verbreitert und durch einen Medianeinschnitt in zwei Hälften geteilt, glattrandig oder gezähnt, aber Zähne fast stets in gerader Anzahl vorhanden. Orbita stets gut entwickelt. Supraorbitalrand vielfach noch mit zwei Fissuren. Seitenrand scharf, Vorder- und Hinterseitenrand meist deutlich voneinander getrennt; Vorderseitenrand meist gezähnt. Mesogastralregion trapezoidisch, mit einem schmalen medianen Fortsatz zwischen die Protogastralregionen verlängert, während bei den *Dromiomorpha* die Mesogastralregion einheitlich pentagonal ist. Geißeln der Antennulen und Antennen klein. Antennulen schräg, meist quer eingefaltet. Stiel der äußeren Antennen zylindrisch, meist in der inneren Orbitalspalte stehend. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal oder sternal gelegen.

### 1. Subtribus *Portunoidea* (nov.)<sup>45</sup>

Rostrum stets gezähnt, im einzelnen verschieden breit. Epistom und Endostom wenig scharf voneinander getrennt. Letztes Pereiopodenpaar mit zu Schwimmlatten verbreiterten Endgliedern („Schwimmkrabben“).

Familie *Carcineretidae* (nov.)<sup>46</sup>. Karapax trapezoidisch, Vorder- und Hinterseitenrand nicht voneinander getrennt, Vorderseitenrand nicht gezähnt. Supraorbitalrand lang ausgezogen.

Hierher nur eine Gattung *Carcineretes* WITHERS aus der Oberkreide.

Familie *Portunidae* DANA. Karapax länglich oval oder quer verbreitert. Vorder- und Hinterseitenrand deutlich vonein-

ander getrennt, Vorderseitenrand charakteristisch gezähnt. Antennenstiel zylindrisch meist in der inneren Orbitalspalte stehend.

Unterfamilie *Psammocarcininae* n. subfam. Karapax rundlich oder mäßig verbreitert. Vorderseitenrand mit vier bis

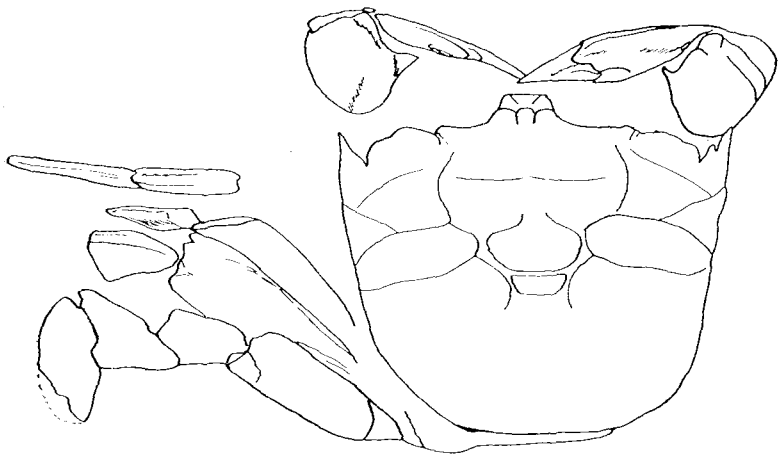


Fig. 22. *Portunoidea. Carcineretes*, ob. Kreide (n. WITHERS).

fünf Seitenzähnen, von denen der hinterste stark verlängert ist. Auf das Alttertiär beschränkt.

Hierher gehören *Psammocarcinus* M. EDWARDS aus dem Eozän und Oligozän, und *Rhachiosoma* WOODWARD und *Enoplonotus* M. EDWARDS aus dem Eozän.

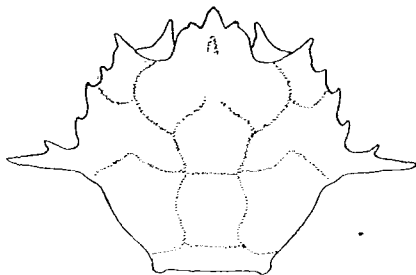


Fig. 23. *Portunoidea. Psammocarcinus*, Karapax, Obereozän (n. MILNE EDWARDS).

Unterfamilie *Carcininae* ALCOCK. Vorderseitenrand mit vier bis fünf Zähnen. Karapax länglich oval oder rundlich. Daktylus des letzten Pereiopoden lanzettförmig, nicht wesentlich verbreitert. Die Gattung *Carcinus* ist vom Eozän an, *Portumnus* LEACH vom Miozän an nachgewiesen.

Unterfamilie *Portuninae* ALCOCK. Vorderseitenrand mit fünf Zähnen; Karapax nur gering verbreitert. Daktylus der letzten Pereiopoden zu einer Schwimmlatte verbreitert. — Von den hierher gehörigen Gattungen ist allein *Portunus* bis ins Oligozän zurück nachgewiesen. Sonstige fossile Formen unbekannt. Auch in der Gegenwart besteht keine allzu große Formenfülle.

Unterfamilie *Lupinae* ALCOCK. Karapax meist stark verbreitert. Mehr als fünf (sechs bis neun) Seitenrandzähne an dem vom Hinterseitenrand sehr scharf geschiedenen Vorderseiten-

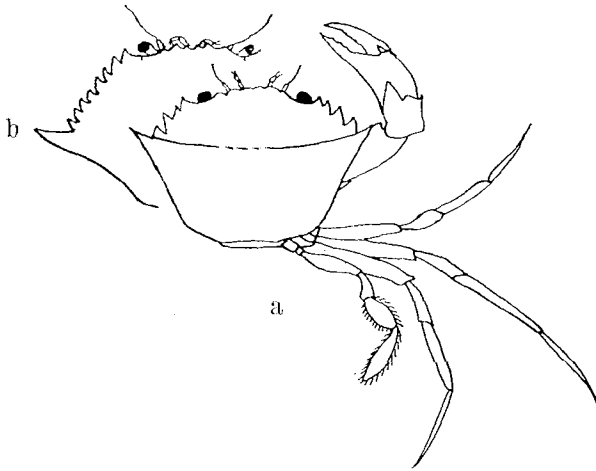


Fig. 24. *Portunoidea*. a *Portunus longipes* RISSO, Habitusbild; b *Neptunus hastatus* LINNÉ, Umriss des Karapax, rezent (n. PESTA).

rand. Antennulen quer eingefaltet. Letzte Pereiopoden mit Schwimmlatte. Scherenfüße charakteristisch mit Längskanten, länger als die übrigen Pereiopoden. Basalglied der Antennen mit einem in der inneren Orbitalpalte stehenden Fortsatz, der die Antenne von der Orbita ausschließt.

Die in der Gegenwart sehr formenreich entwickelte Unterfamilie ist auch fossil häufig, und zwar vom Eozän ab: Die Gattung *Scylla* DE HAAN ist aus Eozän und Miozän, sodann subfossil nachgewiesen; *Neptunus* ist im jüngeren Tertiär sehr häufig, während im älteren Tertiär diese Gattung durch den etwas primitiveren *Colneptunus* LÖRENTHEY vertreten wird, der sehr häufig ist. — Aus dem Eozän bis zum Miozän ist bekannt die Gattung *Necronectes* A. MILNE EDWARDS<sup>47</sup>).

## 2. Subtribus *Xanthoidea* (nov.)

Karapax meist queroval verbreitert oder viereckig. Vorderseitenrand meist vom Hinterseitenrand getrennt und gezähnt. Der

Rostralrand ist mehr oder weniger breit, stets durch einen Median-einschnitt zweigeteilt, meist glatt, seltener mit vier Zähnen versehen. Orbita stets gut entwickelt, aber vielfach noch mit zwei Fissuren. Geißeln der Antennen und der Antennulen stets klein. Antennulen mitunter schräg, meist quer eingefaltet. Stiel der äußeren Antennen zylindrisch, meist in der inneren Orbitalspalte stehend, nicht mit dem Epistom oder dem Karapax verwachsen. Keine Schwimmfüße vorhanden. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal, häufiger sternal gelegen.

Familie *Xanthidae* ALCOCK. Stirnrand bogenförmig oder quer abgestutzt, mitunter gezähnt. Antennulen schräg oder quer eingefaltet. Antennen kurz, Stielglieder zylindrisch oder wenig verbreitert, oft die innere Orbitalspalte ausfüllend. Karapax rundlich, meist quer oval, seltener viereckig. Epistom gegen Endostom scharf abgegrenzt. Orbiten gut ausgebildet. Augenstiele kurz. Augen in den Orbiten liegend. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal (nur selten sternal).

Die Angehörigen dieser Familie sind in der Hauptsache Flachwasserformen der wärmeren Meere, und zwar speziell Riffbewohner. Die ungeheuer formenreiche Familie wird in eine Reihe von Unterfamilien eingeteilt, die meist auch fossil bekannt sind. Das Haupteinteilungsprinzip ist dabei das Verhalten der Stielglieder der äußeren Antennen.

Unterfamilie *Menippinae* ORTMANN. Karapax rundlich oder mäßig verbreitert. Vorderseitenrand mitunter noch nicht scharf gegen den Hinterseitenrand abgegrenzt. Stirnrand mäßig breit. Antennen kurz; zweites Stielglied nicht verbreitert. Gaumenleisten schwächer oder stärker entwickelt. Von den heute lebenden Gattungen ist *Panopeus* H. MILNE EDWARDS seit dem Dan, *Lophopanopeus* RATHBUN seit dem Oligozän, *Menippe* DE HAAN seit dem Eozän, *Pilumnus* LEACH seit dem Miozän bekannt. Außerdem kennen wir folgende nur fossile Gattungen:

*Cyclocorystes* BELL (= *Necrozis* MILNE EDWARDS) *Hepaticus* BITTNER, *Eumorphactaea* BITTNER, *Martinocarcinus* JOH. BÖHM, *Lambropsis* LÖRENTHEY? *Syphax* MILNE EDWARDS — sämtliche aus dem Eozän.

Gattung *Carpiliopsis* FISCHER-BENZON aus dem Dan gehört wohl auch hierher.

Unterfamilie *Xanthinae* ORTMANN. Körper rundlich, häufiger queroval verbreitert. Stirn mäßig breit, glatt oder mit vier schwachen Zähnen. Zweites Stielglied der äußeren Antennen den Stirnrand erreichend. Gaumenleisten fehlen.

Aus der Kreide sind folgende Gattungen bekannt:

(?) *Actaeopsis* CARTER, aus dem Gault.

*Calozanthus* A. MILNE EDWARDS, aus dem Cenoman.

*Creticarcinus* WITHERS und *Thelecarcinus* BÖHM, aus dem Senon.

*Titanocarcinus* MILNE EDWARDS, aus dem Senon bis Miozän.

Außerdem sind folgende Tertiärgattungen bekannt:

*Xanthopsis* MC COY (Palaeozän/Eozän), *Harpactocarcinus* DESMAREST (Eozän), *Phlyctenodes* MILNE EDWARDS (Eozän/Oligozän), *Neptocarcinus* LÖRENTHEY (Eozän), *Lobonotus* MILNE EDWARDS (Miozän).

Die rezenten Gattungen *Daira* DE HAAN<sup>48)</sup> und *Atergatis* DE HAAN treten vom Eozän an auf.

Unterfamilie *Carpilinae* ORTMANN. Wie die Xanthinen, aber das zweite Stielglied der äußeren Antennen dringt in die

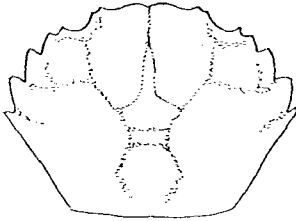


Fig. 25. *Xanthoidea*, *Xanthidae*.  
Karapax von *Panopeus*, rezent.

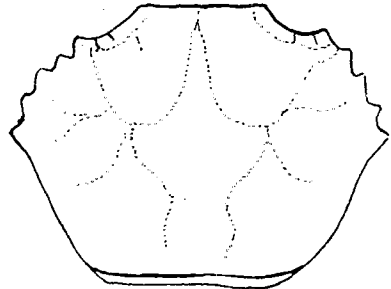


Fig. 26. *Xanthoidea*, *Xanthidae*. Karapax  
von *Titanocarcinus*, Tertiär.

innere Orbitalspalte ein; die distalen Glieder sind nicht von der Orbita abgetrennt. Gaumenleisten fehlen. —

Die Gattung *Carpilius* LEACH tritt vom Miozän an auf.

Die Gattung *Palaeocarpilius* MILNE EDWARDS (Eozän)<sup>49)</sup> gehört wohl hierher.

Unterfamilie *Etisinae* ORTMANN. Innere Orbitalspalte durch das zweite Stielglied der äußeren Antennen geschlossen, aber distale Glieder nicht in die Orbita aufgenommen. Ohne Gaumenleisten. Fossil seit Eozän (*Etisus* H. MILNE EDWARDS, *Chlorodopsis* A. MILNE EDWARDS).

Unterfamilie *Oziinae* ALCOCK. Karapax breit, quer oval. Stirn breit. Zweites Stielglied der Antennen breit mit der Stirn verbunden. Gaumenleisten vorhanden. Fossil nicht bekannt.

Unterfamilie *Eriphiinae* ALCOCK. Karapax gerundet quadratisch. Vorderseitenrand mit Dornen, gegen den breiten Stirnrand einen stumpfen Winkel bildend, ohne scharfe Grenze in den Hinterseitenrand übergehend. Innere Orbitalspalte geschlossen, teils vom zweiten Stielglied der äußeren Antennen, teils durch

Verwachsung der Ränder. Distales Ende der Antenne stets frei. Gaumenleisten kräftig. — Die Gattung *Eriphia* LATREILLE selber ist vom Miozän an bekannt.

Unterfamilie *Trapeziinae* MIERS. Innere Orbitalspalte stets durch Vereinigung der Ränder unter Ausschluß der Stielglieder der Antenne geschlossen. Karapax trapezoidisch. — Fossil unbekannt.

Familie *Geryonidae* BEURLEN. Karapax hexagonal bis trapezisch. Vorderseitenrand mit vier bis fünf Dornen, deutlich vom Hinterseitenrand geschieden. Rostrum mäßig breit, mit vier

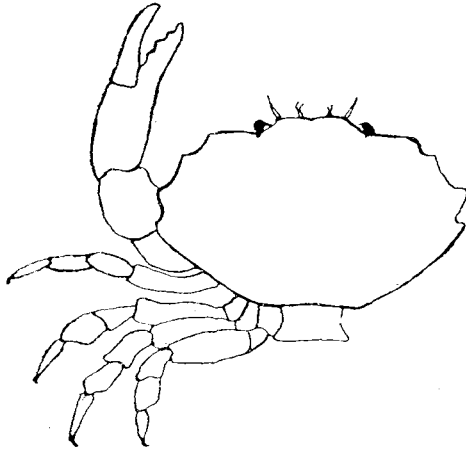


Fig. 27. *Xanthoidea, Xanthidae. Xantho*, rezent, Habitusbild (n. PESTA).

mäßig starken Zähnen. Orbiten groß, oft sehr stark verbreitert. Augen kräftig und gut entwickelt. Innere Antennen schräg eingefaltet. Äußere Antennen gut entwickelt. Stielglieder zylindrisch; zweites Glied den Stirnrand nicht ganz erreichend, nicht in die innere Orbitalspalte eingeklemmt, frei beweglich. Gaumenleisten fehlen. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal gelegen.

Die einzige rezente Gattung (*Geryon* KRÖYER) ist in der Tiefsee verbreitet. Fossil gehören folgende Gattungen hierher:

*Xanthilites* BELL. (Dan/Eozän), *Litoricola* WOODWARD (Eozän), „*Coeloma*“ *granulosum* H. MILNE EDWARDS (Eozän), *Coeloma* M. EDWARDS (Oligozän), *Paracoeloma* BEURLEN (Oligozän), *Portunites* BELL (Eozän/Oligozän).

Familie *Goneplacidae* DANA. Karapax rechteckig oder quadratisch, mitunter gerundet hexagonal. Rostrum breit und gerade, zweigeteilt. Orbiten groß und weit, oft verbreitert; Augenstiele lang. Orbitalspalte stets offen. Antennulen quer

eingefaltet. Stiel der Antennen frei, in der Orbitalspalte stehend, aber frei beweglich. Stielglieder zylindrisch, klein. — Männliche Geschlechtsöffnungen sternal oder koxal, dann aber die Mündung durch eine Rinne bis aufs Sternum verlängert. — Palpus des äußeren Maxillarfußes am vorderen Inneneck des Merus inserierend.

Unterfamilie *Pseudorhombilinae* ALCOCK. Karapax xanthidenähnlich (hexagonal oder quer oval). Stirn breit, jedoch nie die ganze Breite des Karapax einnehmend. Augenstiele nicht stark verlängert, auch Orbiten nicht extrem vergrößert. Antennulen querliegend. Geschlechtsöffnung des Männchens koxal.

Von rezenten Gattungen kommt *Pilumnoplax* STIMPSON vom Eozän an vor, *Eucrate* DE HAAN vom Oligozän an. Außerdem sind hierherzustellen folgende ausgestorbene Gattungen:

*Plagiolophus* BELL (= *Colpocaris* H. V. MEYER), Eozän; *Carinocarcinus* LÖRENTHEY, Eozän; *Galenopsis* A. MILNE EDWARDS, Senon/Eozän; *Branchioplax* RATHBUN, Oligozän.

(?) *Laeviocarcinus* LÖRENTHEY, Eozän/Miozän<sup>50</sup>).

Unterfamilie *Goneplacinae* MIERS. Karapax subquadratisch. Stirn breit, eckig. Orbiten zu langen, schmalen Rinnen ausgezogen. Augenstiele lang. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal. — Die rezente Gattung *Goneplax* LEACH, vom Miozän an bekannt. Ferner *Mioplax* BITTNER, aus dem Miozän.

Unterfamilie *Prionoplacinae* ALCOCK mit sehr breiter Stirn und koxaler Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen; fossil unbekannt.

Unterfamilie *Rhizopinae* STIMPSON. Augenstiele oft fixiert. Kornea klein. Karapax mit abgerundetem Vorderrand, ohne Vorderseitenecke. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal. Hierher die Gattung *Microplax* GLÄSSNER aus dem Miozän.

Unterfamilie *Hexapodinae* MIERS. Letztes Pereiopodenpaar reduziert, so daß außer dem Scherenpaar nur noch drei Gehfußpaare vorhanden sind. Karapax breiter als lang. Stirn schmal. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal. Die Gattung *Thaumastoplax* MIERS vom Oligozän an bekannt. Die übrigen Gattungen nur rezent.

Familie *Pinnotheridae* H. MILNE EDWARDS. Karapax rundlich oder quer verbreitert. Stirn schmal. Orbiten und Augen reduziert. Antennen klein, Antennulen quer eingefaltet. Dritter Maxillarfuß infolge von Verschmelzungen vielfach umgestaltet. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal gelegen. — Meist halbparasitisch im Innern von Muschelschalen, Korallenstöcken usf.

lebend. Daher Cephalothorax weich und dünn, nur schwach verkalkt und normalerweise kaum fossilisationsfähig. — Von den verschiedenen Unterfamilien, die unterschieden werden, ist nur die Unterfamilie *Pinnotherellinae* ALCOCK durch die Gattung *Pinnixa* WITHE vom Eozän an nachgewiesen.

Familie *Potamonidae* ORTMANN. Karapax rundlich, viereckig oder verbreitert. Mit aufgetriebenen Branchialregionen. Stirnrand breit abgestutzt, meist abwärts geneigt. Vorderseitenrand gezähnt oder glatt. Äußere Antennen klein, in der inneren

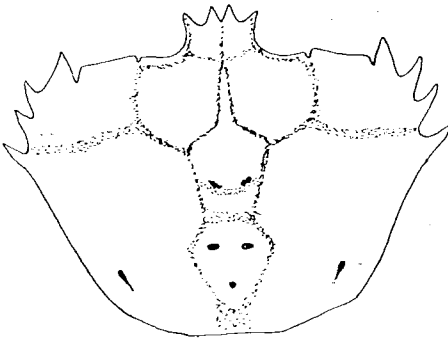


Fig. 28. *Xanthoidea, Geryonidae*. Karapax von *Coeloma vigil* MILNE EDWARDS, Unteroligozän.

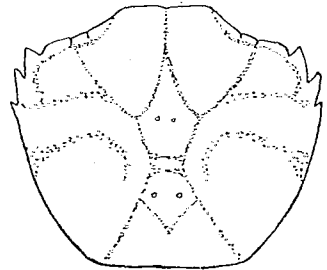


Fig. 29. *Xanthoidea, Goneplacidae*. Karapax von *Branchioplax*, Oligozän (n. RATHBUN).

Orbitalspalte stehend, dieselbe aber nicht schließend. Zweites Stielglied zylindrisch. Ohne Schwimmbeine. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal.

Die Bedingungen zur Fossilation sind bei den Potamoniden als Süßwasserbewohnern verhältnismäßig gering; sie treten daher fossil auch ziemlich stark zurück. Von den verschiedenen Unterfamilien (*Platytelphusinae* COLOSI, *Trichodactylinae* ORTMANN, *Pseudotelphusinae* ORTMANN, *Gecarcinucinae* ALCOCK, *Potamoninae* COLOSI) ist nur die letzte — Verbreitung rezent und fossil altweltlich — fossil bekannt geworden. Und zwar treten Angehörige der Gattung *Potamon* SAVIGNY seit dem Miozän bemerkenswerterweise verhältnismäßig häufig auf.

Familie *Grapsidae* DANA. Karapax viereckig, mehr oder weniger flach. Seitenränder oft gezähnt, meist parallel zueinander. Stirn breit. Orbiten und Augen mäßig groß, an den vorderen Seitenecken des Cephalothorax gelegen. Äußere Antennen klein, in der inneren Orbitalspalte stehend, dieselbe aber nicht schließend. Antennulen quer eingefaltet. Zwischen den dritten Maxillarfüßen vielfach eine größere Lücke. Palpus des dritten Maxillarfußes am



äußeren Eck oder in der Mitte des Vorderrandes des Merus einlenkend. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal.

Die vier Unterfamilien (*Grapsinae* DANA, *Varuninae* ALCOCK, *Sesarminae* DANA und *Plagusinae* DANA) werden in der Hauptsache durch Einzelheiten der Mundgliedmaßen unterschieden. Durch die Ausbildung des Stirnrandes unterscheiden sich sehr scharf die Plagusinen von den anderen Unterfamilien. Fossil sind die Grapsiden sehr selten — auch hier, wie bei Pinnotheriden und Potamoniden, ungünstige Fossilisationsbedingungen, da die Grapsiden die Ebbezone bewohnen.

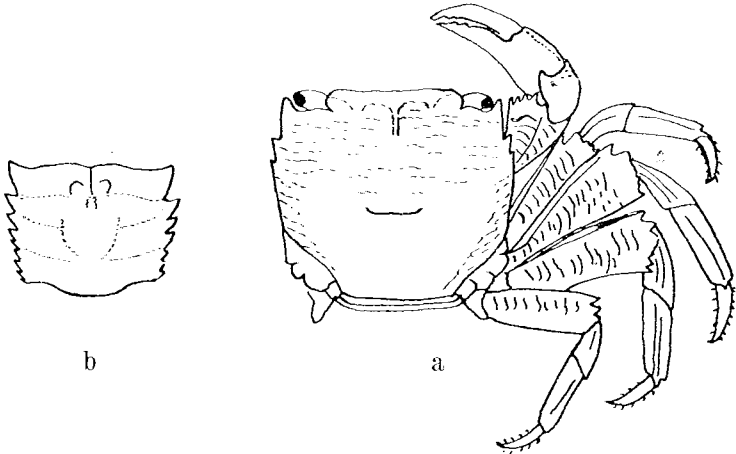


Fig. 30. *Xanthoidea*, *Grapsidae*. a *Pachygrapsus marmoratus* FABR., rezent, Habitusbild (n. PESTA); b *Daránya*, Karapax, Obereozän.

Die drei eozänen Gattungen:

*Daránya* LÖRENTHEY, *Palacograpsus* BITTNER, *Telphusograpsus* LÖRENTHEY dürften nach den morphologischen Verhältnissen des Karapax den Grapsinen oder den Varuninen angehören.

Familie *Gecarcinidae* DANA. Karapax und Extremitäten von Grapsidenhabitus. Aber Karapax stark gewölbt mit aufgetriebenen Branchialregionen. Stirn mäßig breit. Augen infolge der aufgetriebenen Branchialregionen nicht am vorderen Seiteneck des Karapax gelegen. Antennen klein, Antennulen querliegend. Palpus des äußeren Maxillipeden distal oder am vorderen Inneneck des Merus inserierend. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal. — Lebensweise terrestrisch. Fossil unbekannt.

### 3. Tribus *Oxystomata* DE HAAN

Körper langgestreckt oder häufiger rundlich und verbreitert. Abdomen meist fest unter das Sternum eingeschlagen. Uropoden fehlend. Mundfeld nach vorn nicht quadratisch begrenzt, sondern

spitz dreieckig nach vorn ausgezogen, eine Rinne zum Ausfluß des Atemwassers bildend. Als Verschuß für dieselbe dient der distal verbreitete Endopodit des dritten Maxillipeden. Epistom stets klein oder ganz fehlend. Erstes Pereiopodenpaar stets mit Scheren. Die beiden hinteren mitunter subchelat und subdorsal, mitunter auch nur das letzte Paar subdorsal. Geschlechtsöffnungen können in beiden Geschlechtern koxal oder sternal liegen.

1. Subtribus *Gymnopleura* BOURNE<sup>51</sup>) (=*Raninoidea* auct.)

Karapax länglich, oval bis rechteckig. Beine meist mit verbreitertem Propodus und Daktylus. Letztes Pereiopodenpaar vielfach dorsal gerückt. Äußere Antennen mit breiten oder schlanken Basalgliedern und sehr kurzer Geißel, die Orbita nie von der Antennulargrube abtrennend. Eingangsoffnung in die Kiemenhöhle nie vor dem ersten Pereiopoden gelegen, sondern am Hinterrand des Karapax. Scheren des ersten Pereiopodenpaares einfach, annähernd subchelat. Sternum sehr charakteristisch entwickelt.

Familie *Raninellidae* n. fam. Vorderstes Sternalsegment typisch breit und blattförmig entwickelt. Die nächstfolgenden Segmente sind entweder alle oder aber mindestens bis zum dritten Segment gut und normal ausgebildet. Hierher gehören:

Im Gault und Cenoman verbreitet: *Notopocorystes* MC COY.

Aus dem Cenoman: *Hemiocon* BELL, *Raninella* M. EDW.

Im Senon bis Dan: *Eumorphocorystes* VAN BINKHORST, *Pseudoraninella* BEURLÉN.

Aus dem Tertiär und der Gegenwart: *Raninellopsis* JOH. BÖHM, Alttertiär; *Raninoides* MILNE EDWARDS, Alttertiär bis Gegenwart.

Familie *Raninidae* DANA. Nur das erste Sternalsegment ist breit blattförmig entwickelt. Meist ist schon zweite, stets aber das dritte und die folgenden sehr stark reduziert.

Hierher gehören:

Aus dem Alttertiär: *Laeviranina* LÖRENTHEY<sup>52</sup>) (vielleicht schon Dan, Eozän), *Lophoranina* FABIANI (viell. schon ob. Kreide, Eozän/Oligozän), *Notoporanina* LÖR. und *Notopella* LÖR. (Eozän), *Hela* MÜNSTER (Obereozän, Oligozän), *Ranidina* BITTNER (Oligozän/Miozän).

Aus dem Jungtertiär *Ranina* LAMARCK (vom Miozän an), *Notopoides* HENDERSON (vom Miozän an), *Lyreidus* DE HAAN (vom Pliozän an), *Tribolocephalus* RISTORI (Pliozän). —

Außerdem noch wenige, nur rezent bekannte Gattungen.

2. Subtribus *Calappoida* (nov.)<sup>53</sup>)

Karapax nur selten länglich, meist rundlich und von Brachyurenhabitus. Abdomen meist fest unter das Sternum geschlagen.

Sternum stets normal entwickelt, ohne Reduktionserscheinungen. Pereiopoden nie mit verbreiterten Endgliedern. Weibliche Geschlechtsöffnungen meist, männliche häufig sternal. Im Gegensatz zu den *Gymnopleura*, bei denen die Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern stets koxal liegen.

Familie *Calappidae* ALCOCK. Karapax rundlich, von normalem Krabbenhabitus. Hintere Pereiopoden nicht umgebildet und nicht dorsal verschoben. Äußere Antennen kurz mit kräftigen Stielgliedern. Orbita und Antennula nie deutlich getrennt, so daß eine selbständige Antennulargrube fehlt. Eingang zur Kiemenhöhle vor der Basis des ersten Pereiopoden gelegen. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal, weibliche sternal gelegen.

Unterfamilie *Calappinae* ALCOCK. Dritte Maxillipeden nicht verlängert. Palpus von der Ventralseite her sichtbar. Geißel des Exopoditen vorhanden.

Von den lebenden Gattungen ist *Calappa* FABRICIUS und *Mursia* DESMAR vom Oligozän an bekannt. Ferner aus dem Miozän *Mursiopsis* RISTORI, aus dem Oligozän *Calappella* RATHBUN und *Calappilia* M. EDWARDS aus dem Eozän und Oligozän. *Necrocarcinus* BELL, aus dem Gault bis Dan<sup>54</sup>).

Unterfamilie *Orithyinae* IHLE. Exopodot des dritten Maxillipeden ohne Geißel. Augenhöhle mit Supraorbitaldorn. Anterolateralstachel vorhanden. Letzter Pereiopode als Schwimmbein entwickelt. Nur eine lebende Gattung *Orithyia* FABRICIUS. Hierher wahrscheinlich *Orithopsis* CARTER (Gault und Cenoman).

Unterfamilie *Matutinae* ALCOCK. Dritte Maxillipeden verlängert. Palpus von der Ventralseite unsichtbar. Geißel am Exopodit fehlt. — *Matuta* FABRICIUS und *Osachila* STIMPSON seit Miozän bekannt. Außerdem gehört hierher *Campylostoma* BELL (Oberkreide und Eozän). Vermutlich auch *Hepatinulus* RISTORI (Miozän/Pliozän).

Familie *Dakoticanceridae* RATHBUN<sup>55</sup>). Monotypische Familie, mit der einzigen Gattung *Dakoticancer* RATHBUN aus der oberen Kreide, die nach der Abbildung und der Beschreibung *Necrocarcinus* sehr nahe steht.

Familie *Leucosiidae* DANA. Karapax rundlich, kräftig gewölbt, von Krabbenhabitus. Panzer sehr kräftig. Hintere Pereiopoden normal, nicht dorsal gerückt. Äußere Antennen klein, oft reduziert. Eingang zur Kiemenhöhle jederseits an der Basis der dritten Maxillarfüße, die das Mundfeld vollkommen bedecken. Männliche und weibliche Genitalöffnungen sternal. — Nach der

Ausbildung des Mundes, teils auch der Scheren, werden die drei Unterfamilien *Ebaliinae* STIMPSON, *Iliinae* STIMPSON, *Leucosiinae* MIERS unterschieden. — Formenreiche Gruppe, hauptsächlich Stillwasserformen, die vielfach auch in größere Tiefen gehen. Fossil

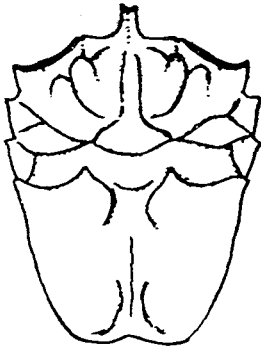


Fig. 31. *Oxystomata*, *Gymnopleura*. Karapax von *Notopocorystes*, schematisch, unt. Kreide.

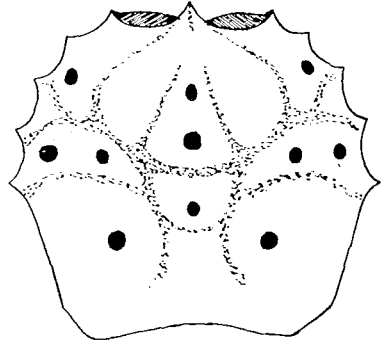


Fig. 32. *Oxystomata*, *Calappoida*. Karapax von *Necrocarcinus*, schematisch, unt. Kreide.

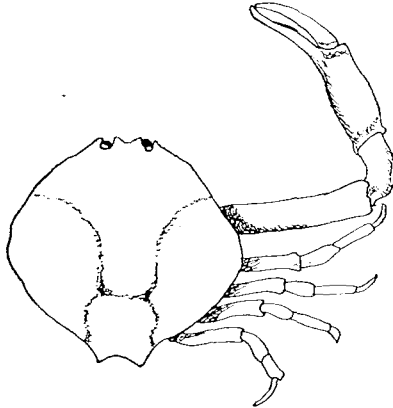


Fig. 33. *Oxystomata*, *Calappoida*. *Randallia*, Habitusbild, rezent (n. DOFLEIN).

trotz des sehr festen Panzers verhältnismäßig selten — wohl gerade als Stillwasserformen — wie die Maïden, während die meisten dekapodenführenden Tertiärablagerungen reine Litoralablagerungen sind.

Fossil sind die Iliinen durch die Gattung *Myra* LEACH (seit Miozän), *Persephona* LEACH und *Iliä* LEACH (seit Oligozän), die Ebaliinen durch *Nucia* DANA und *Ebaliä*

LEACH (seit Miozän) und die Leucosiinen durch *Leucosia* FABRICIUS (seit Eozän) bekannt. Die aus dem Eozän bekannte Gattung *Typilobus* STOLICZKA ist nicht mit Sicherheit in eine dieser Unterfamilien einzureihen, gehört aber sicher zu den Leucosiden.

Familie *Dorippidae* DANA. Karapax rundlich oder verlängert, die beiden hintersten oder auch nur das hinterste Pereiopodenpaar subchelat und auf den Rücken verschoben. Die männlichen Geschlechtsöffnungen koxal, die weiblichen koxal oder sternal gelegen. Nach der Lage der Kiemenöffnungen und der Ausbildung der dritten Maxillipeden werden die *Tymolinae* ALCOCK und *Dorippinae* ALCOCK unterschieden. Die letztere Unterfamilie ist durch *Dorippe* FABRICIUS vom Miozän an nachgewiesen, während *Goniochele* BELL aus dem Eozän, soweit das nach dem Cephalothorax beurteilt werden kann, den *Tymolinae* angehört.

#### Anmerkungen

<sup>1)</sup> Vgl. vor allem BALSS 1923 und 1927a und b, BILL 1914, BRONN 1858, ILLIG 1927, OPPEL 1862, ORTMANN 1901, SCHLÜTER 1864 und 1868, V. VAN STRAELEN 1925.

<sup>2)</sup> OPPEL und BALSS haben *Antrimpos* mit *Penaeus* vereinigt; doch sind die Gründe, die VAN STRAELEN veranlaßten, *Antrimpos* wieder von *Penaeus* zu trennen, durchaus stichhaltig.

<sup>3)</sup> Nach freundlicher persönl. Mitteilung von Herrn GLAESSNER ist *Bombur*, da ihm die Verbreiterung der Pleuren des zweiten Abdominalsegments abgeht, kein Eucyphide, wie BALSS und VAN STRAELEN annahmen, sondern ein Penaeide.

<sup>4)</sup> Vgl. vor allem BALSS 1927b, BEURLEN 1928a, ORTMANN 1901.

<sup>5)</sup> Die Gattung *Uncina* ist durch VAN STRAELEN 1925 offenbar übersehen worden, während der damit identische *Leptochirus* unter Vorbehalt zu den Scyllariden gestellt wurde. Verf. erkannte 1928 die Identität von *Leptochirus* und *Uncina* und stellte für die Gattung eine besondere Familie auf, die — unsichere Stellung — zu den natanten Dekapoden gerechnet wurde. GLAESSNER übernahm (Katalog) die Familie, die er aber wegen der Verbreiterung der Pleure des zweiten Abdominalsegments zu den Eucyphiden stellte. Eine Neuuntersuchung des Holzmadener Materials, die an anderer Stelle veröffentlicht wird, läßt diese Annahme GLAESSNERS als nicht wohl möglich erscheinen, da sich die Abdominalpleuren anders verhalten als bei den Eucyphiden. Auch das Vorhandensein von drei Scherenpaaren spricht gegen eine solche Zureihung, da am dritten Pereiopodenpaar bei den Anomocariden nie eine Schere ausgebildet ist.

Eine Zureihung von *Uncina* zu den Penaeiden, an die die kräftigere Entwicklung des ersten Scherenpaares gegenüber den beiden folgenden zunächst erinnert, ist nicht möglich, da dort das erste Abdominalsegment stets so lang oder länger als das zweite ist, während sich *Uncina* gerade umgekehrt verhält. Auch haben die Penaeiden im Gegensatz zu *Uncina* eine Diärese. Mit den Stenopiden ist zwar das Fehlen einer Diärese gemeinsam. auch erinnert die Ausbildung der Scheren etwas an Stenopiden; auf der andern Seite aber verhalten sich bei Stenopiden die Abdominalsegmente gleich wie bei den Penaeiden, und von den drei Scherenpaaren ist stets das dritte am kräftigsten. Eine Zureihung zu den Stenopiden ist sonach ebenfalls ausgeschlossen.

Die sehr kräftige Entwicklung des ersten Scherenpaares von *Uncina* gemahnt an die reptanten Anpassungsformen unter den Tricheliden, ebenso die Reduktion des ersten Abdominalsegments, die dort in gleicher Weise statthat. *Uncina* hat demnach ausgesprochen reptante Züge an sich. Da aber der dünne Panzer und das lange Abdomen auf natante Lebensweise deuten und die Gattung deutlich von den reptanten Tricheliden unterscheiden und auch das Fehlen der Diärese einen prinzipiellen Unterschied darstellt, muß *Uncina* als Vertreter einer selbständigen Trichelidengruppe aufgefaßt werden, die ihrem Gesamthabitus nach unter die Nectocheliden und dem Fehlen der Diärese und dem Scherentypus zufolge in die Nähe der Stenopiden zu stellen ist.

<sup>6)</sup> Dieses Tribus wurde von BEURLEN 1928a als Familie *Paranephropsidae* ausgeschieden. Diese Bezeichnung ist nach BALSS (Zool. Ber., Bd. 18, Ref. 1325) mißverständlich, da im Süßwasser Neuseelands eine Gattung *Paranephrops* verbreitet ist; da mir dieses Bedenken nicht allzu schwerwiegend erscheint und die Bezeichnung *Paranephropsidea* die Stellung dieses Tribus gegenüber den *Nephrosidea* sehr klar bezeichnet, möchte ich doch an dieser Bezeichnungsweise, wenigstens für das Tribus, festhalten, während die Familie naturgemäß als *Erymidae* VAN STRAELEN zu bezeichnen ist, ein Name, der, da 1925 geprägt, sowieso die Priorität hat.

Vgl. hierzu vor allem BELL 1862, BEURLEN 1928a und 1929b, BILL 1914, OPPEL 1862, SCHLÜTER 1879 und VAN STRAELEN 1925.

<sup>7)</sup> Vgl. vor allem BALSS 1925a und 1927b, BELL 1857 und 1862, BEURLEN 1928a, ORTMANN 1901, PELENEER 1886, SCHLÜTER 1879 und VAN STRAELEN 1928a.

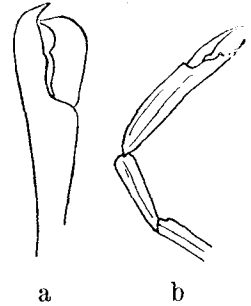


Fig. 34. Scheren. a von *Uncina*; b von *Stenopus*.

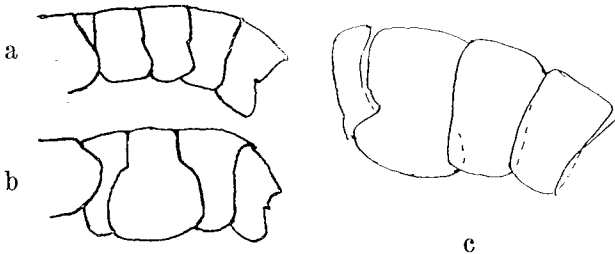


Fig. 35. Die vier vorderen Abdominalsegmente. a von *Penacus* (*Penacidea*), rezent; b von *Hippolyte* (*Eucyphidea*), rezent; c von *Uncina*, Lias.

<sup>8)</sup> Die Gattung *Magila* wurde (BEURLEN 1928a) mit den jurassischen Callianassen vereinigt und zu den Thalassiniden gestellt, wobei eine gewisse Ähnlichkeit in der Ausbildung der Scheren maßgebend war und die relativ schwache Panzerung des Karapax. Diesen Merkmalen gegenüber zeigt aber doch die Ausbildung des Abdomens, vor allem der Abdominalpleuren, die sehr groß entwickelt und von ungefähr viereckiger Gestalt sind, so weitgehende Übereinstimmung mit den primitiveren mesozoischen Nephropsiden, daß eine Zureihung zu dieser Gruppe richtiger erscheint. Auch die Scheren unterscheiden sich recht deutlich von denen der jurassischen Thalassiniden. Die Anzahl der Scherenfußpaare bei *Magila* ist ja leider immer noch unbekannt, so daß

— da auch andere wichtige systematische Merkmale fehlen — eine ganz eindeutige und zweifelsfreie Einreihung der Gattung kaum möglich ist. Immerhin sprechen für die Richtigkeit der hier angenommenen Stellung auch Tatsachen aus der Entwicklung der Thalassiniden selber: so geht aus den Befunden bei dem jurassischen *Protaxius* hervor, daß das Abdomen — mit Ausnahme der Pleuren — auch im Jura schon durchaus den Habitus der rezenten Formen zeigt.

<sup>9)</sup> *Hoploparia* MC COY ist eine ausgesprochene Sammelgattung, die sehr heterogene Elemente enthält, die aber wohl ausnahmslos den Nephropsiden angehören. Eine gründliche Revision des ganzen, vielfach ungenügend beschriebenen Materials wäre sehr erwünscht. Schon nach der Literatur lassen sich unterscheiden:

- a) Eine Gruppe der *Hopl. gammaroides* MC COY. Der Habitus im Cephalothorax und der Schere durchaus *Homarus*-ähnlich, von *Homarus* aber durch das ungezähnte Rostrum, eine stärkere Nackenfurche und die recht kräftige Hepatikalfurche unterschieden. Außer *H. gammaroides* gehören hierher *H. Klebsii* NOETL., *groenlandica* RAVN, *Corneti* VAN STRAEL. u. a. meist altpaläogene Formen.
- b) Eine Gruppe der *Hopl. longimana* SOW. Der Habitus im Cephalothorax und den Scheren ist *Nephrops*-ähnlich. Unterschiede gegenüber *Nephrops* selber liegen in geringen Verschiedenheiten der Gliederung und einem ungezähnten Rostrum. Im einzelnen ist diese Gruppe sehr vielgestaltig und würde sich vermutlich noch weiter gliedern lassen. Man vergleiche nur folgende herausgegriffene Formen: *Hopl. sulcirostris* BELL, *longimana* SOW., *Saxbyi* MC COY, *nephropiformis* SCHLÜT. u. a.

Bemerkenswert ist für die Entwicklung in dieser ganzen Gruppe, daß der *Nephrops*-Typus seine Hauptverbreitung in der unteren und oberen Kreide besitzt, während der *Homarus*-Typ zahlreicher und charakteristischer erst im Tertiär auftritt. Der erstere, dessen verhältnismäßig schmaler Cephalothorax mit Längskanten und Tuberkelreihen verziert ist, dessen Scheren kleiner, schmaler und länger sind, ist somit primitiver als der mehr depressiforme, glattere *Homarus*-Typ mit seinen großen und dicken Scheren. Bemerkenswert ist ferner, daß bei den Formen der unteren Kreide ausnahmslos, bei denen der oberen Kreide noch vielfach die Abdominalpleuren breit gerundet rechteckig sind, während sie bei den tertiären und rezenten Formen meist schmal dreieckig geworden sind; auch dies eine charakteristische Umbildung in der Entwicklung der Familie.

<sup>10)</sup> Verfasser hatte früher die Tricheliden und die Anomocariden nach dem durchweg recht kräftig entwickelten Rostrum zusammengefaßt (*Rostralia*), eine Bezeichnungswiese, gegen die BALSS glaubte einwenden zu können, daß sie wenig glücklich sei, da das Rostrum ein sehr unwesentliches Merkmal darstelle. Da nun tatsächlich sowohl innerhalb der früher als *Rostralia* zusammengefaßten Gruppen vielfach auch das Rostrum eine Rückbildung erfährt und andererseits innerhalb der *Arostralia* Formen mit Rostrum auftreten, und da ich weiterhin glaube zeigen zu können, daß die *Rostralia* selber wieder in zwei vollkommen selbständige Gruppen zerfallen, deren Ähnlichkeiten nur durch Konvergenzen bedingt sind, so habe ich die Ausdrücke *Rostralia* und *Arostralia* fallen lassen.

<sup>11)</sup> Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1923, 1925 b und 1927 b, OPPEL 1862, ORTMANN 1901, SCHLÜTER 1864 und 1868, VAN STRAELEN 1925.

<sup>12)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1927 b, BEURLEN 1928 a, CARTER 1898, MILNE EDWARDS 1860, LÖRENTHEY-BEURLEN 1929, MOERICKE 1898, ORTMANN 1901, VAN STRAELEN 1925, WOODWARD 1876.

<sup>13)</sup> (Genotyp der neuen Gattung *Protaxius* ist *Protaxius isochelus* WOODWARD. Cephalothorax und Antennen unbekannt. Erstes Pereiopodenpaar mit großen unsymmetrischen, zweites Paar mit kleinen symmetrischen Scheren. Abdominalpleuren gut entwickelt. Diäresis anscheinend fehlend.

*Protaxius isochelus* wurde, wie sämtliche fossilen Thalassiniden als *Callianassa* beschrieben, eine Bestimmung, die infolge der wohl entwickelten Pleuren von vornherein auszuschalten ist. Dieses Merkmal läßt vielmehr nur die Familien Axiiden und Laomeidiiden in Betracht kommen. Die Laomeidiiden sind infolge der unsymmetrischen Scheren am ersten und der wohl entwickelten kleinen Scheren am zweiten Pereiopodenpaar auszuschneiden. Fehlen der Diäresis und Gestalt der Scheren erinnert andererseits sehr stark

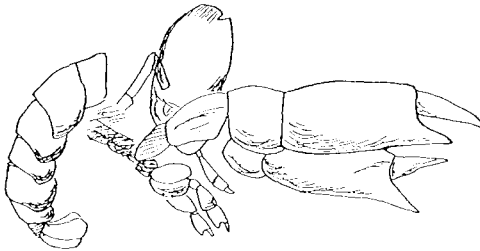


Fig. 36.

*Protaxius isochelus* WOODW., Genotyp von *Protaxius*,  
Kimmeridge (n. WOODWARD).

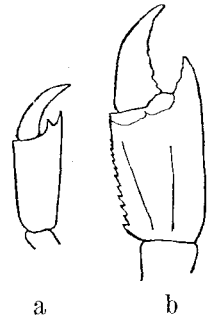


Fig. 37.

Schere: a von *Etallonia*, ob.  
Mahn; b von *Thalassinina*, rezent.

an *Axius*. Wenn sonach — schon infolge des großen Altersunterschiedes — eine Vereinigung mit *Axius* selber auch nicht zweckmäßig erscheint, so gehört die Gattung doch zweifellos den Axiiden an.

Die isolierten, aus dem Jura beschriebenen *Callianassa*-Scheren zeigen so große Ähnlichkeit mit *Protaxius*, daß bei der Übereinstimmung im Alter Zureihung zu *Protaxius* richtiger erscheint als zu *Callianassa*.

<sup>14)</sup> *Etallonia* wurde durch VAN STRALEN zu den Palinuriden gestellt; die subchelate Schere und der wenig feste Karapaxpanzer schließen m. E. diese Annahme aus. Leider ist die Gattung nicht allzu gut bekannt. Immerhin scheint mir die Ausbildung des Panzers und der Pereiopoden auf *Thalassinidea* hinzudeuten. Die subchelate Schere selber erinnert an *Thalassinidae* oder *Callianassidae*; auf der anderen Seite deuten die gut entwickelten Pleuren auf Axiiden. Ob eine Linea vorhanden ist oder fehlt, ist leider nicht festzustellen. Doch ist es kaum wahrscheinlich. Die Gattung nimmt so eine Zwischenstellung ein, steht aber nach Ausweis des Abdomens auf dem Entwicklungsstadium der Axiiden, denen sie damit zuzuordnen ist.

<sup>15)</sup> *Gebia clypeata* CART.\*) besitzt nach der Abbildung und Beschreibung CARTERS gut entwickelte Abdominalpleuren. Die Gattungsbestimmung *Gebia* (d. h. *Upogebia*) stimmt daher nicht. Linea scheint zu fehlen. Schere *Protaxius*-ähnlich. — Der Cephalothorax von *Gebia dura* MOER. besitzt tatsächlich Ähnlichkeiten mit der rezenten *Upogebia*. Doch scheint mir nach der Abbildung das Vorhandensein einer Linea

\*) Gehört nach WOODS zu *Mecochirus*.



sehr zweifelhaft. Auch sonst bestehen Unterschiede, die eine Annäherung an Axiiden bedingen. Scheren und Abdomen unbekannt.

<sup>16)</sup> *Protocallianassa* n. gen. Genotyp *Pr. Archiaci* M. EDW. aus dem Turon. Rostrum unbekannt, *Linea thalassinica* vorhanden. Pleuren der beiden ersten Abdominalsegmente reduziert, an den folgenden Segmenten gut entwickelt. Diäresis fehlt. Erstes Scherenpaar groß und unsymmetrisch.

Das Vorhandensein der *Linea* bei *Protocallianassa* schließt deren Zureihung zu den Axiiden aus, ebenso die unsymmetrischen Scheren die Laomediiden und die gut entwickelten Scheren die Thalassiniden. Alle diese Merkmale deuten auf die Callianassiden, denen auch der Gesamthabitus am meisten entspricht. Die Gattung wäre also dieser Familie zuzureihen. Die gut entwickelten Abdominalpleuren verleihen ihr jedoch innerhalb dieser Familie eine selbständige und primitive Stellung: *Protocallianassa* ist in dieser Hinsicht eine Zwischenstufe zwischen Axiiden und eigentlichen Callianassiden. —

*Call. antiqua* OTTO aus dem Turon gehört ebenfalls zu *Protocallianassa*; außerdem vermutlich noch ein Teil der isolierten „*Callianassa*“-Scheren aus der Kreide, die teils sehr stark an *Protocallianassa*, teils an *Protaxius* erinnern. Daneben dürften, besonders in der oberen Kreide unter den isolierten Scheren auch schon echte *Callianassa*-Scheren vertreten sein.

<sup>17)</sup> Vgl. vor allem BALSS 1912 und 1927 b, BEURLEN 1925, GLAESSNER 1929 a, P. G. KRAUSE 1891, LORENTHEY-BEURLIN 1929, ORTMANN 1901, VAN STRAELEN 1925.

<sup>18)</sup> *Pustulina* QUENST. wurde durch OPPEL mit der Gattung *Eryma* vereinigt, von VAN STRAELEN zu den *Erymidae* gestellt. Diese Bestimmung wird der Eigenart der Schere nicht gerecht. Die Bestimmung als Brachyuren (BEURLEN 1928) ist mir nach erneuter Prüfung ebenfalls nicht mehr wahrscheinlich, schon da so großwüchsige Brachyurenformen, wie diese Schere voraussetzen würde, im Jura noch vollkommen fehlen. Dagegen besteht eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit Paguridscheren. Die Gattung wurde daher nunmehr bei den Paguriden aufgeführt.

<sup>19)</sup> Vgl. ASSMANN 1927, BELL 1857 und 1862, BEURLEN 1928 a, GLAESSNER 1929 a, H. V. MEYER 1847, OPPEL 1862, SCHLÜTER 1874, SCHÜTZE 1907, VAN STRAELEN 1925 und 1928 b, WÖHRMANN-KOKEN 1892, WOODWARD 1878, WÜST 1903.

<sup>20)</sup> Die Sonderstellung der Gattung *Pemphix* ist schon von E. WÜST laut persönlicher Mitteilung erkannt worden; der gleichen Ansicht gab der Verfasser 1928 a Ausdruck. Durch beide Autoren wurde *Pemphix* zu den Scyllariden gestellt. Nachdem jedoch durch die sorgfältigen Untersuchungen ASSMANNS eine gut ausgebildete Antennenschuppe und normal entwickelte Antennen nachgewiesen worden sind, ist eine Zureihung zu den Scyllariden nicht mehr möglich. Ganz abwegig ist es jedoch, die Gattung auf Grund eben der Antennenschuppen zu den Nephropsiden zu stellen, wie das ASSMANN macht, zudem, da die Antennenschuppe, worauf auch ASSMANN hinweist, ganz anders ausgebildet ist als bei den Nephropsiden und abgesehen davon so ziemlich in allen Merkmalen grundsätzliche Unterschiede gegenüber den Nephropsiden bestehen. So sei nur an den depressiformen, stark gegliederten Karapax, an die Ausbildung des Rostrums, an die sehr primitiven Pereiopoden, die nur in einfache Klauen endigen und höchstens z. T. schwach subchelat sind, an die Ausbildung des Schwanzes und des dritten Maxillipeden erinnert. Nach all diesen Merkmalen kann *Pemphix* nur in die Unterordnung der *Palinura* gehören. Daß innerhalb der *Palinura* gewisse Beziehungen zu den Glypheiden bestehen, ist schon frühzeitig erkannt worden und auch WÜST hat 1903 einer solchen

Ansicht Ausdruck gegeben. Immerhin besteht nach den eben erwähnten Merkmalen auch nicht die Möglichkeit, *Pemphix* zu den Glypheiden i. e. S. zu stellen. VAN STRAELEN hat dementsprechend eine besondere Familie *Pemphicidae* geschaffen, die er aber in dem Tribus *Glypheidea* beläßt (1928b). Es scheint mir bei den vorhandenen Unterschieden notwendig, die Sonderstellung von *Pemphix* noch stärker zu betonen; ich habe daher

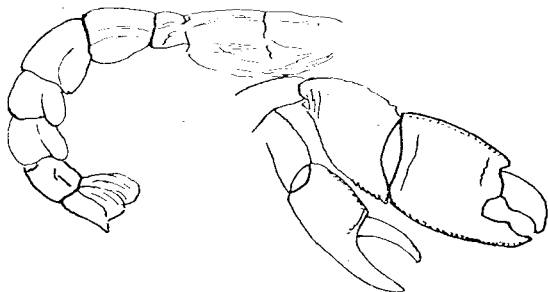


Fig. 38. *Protocallianassa Archiaci*, obere Kreide. Genotyp von *Protocallianassa* (n. MILNE EDWARDS).

*Pemphix* in ein besonderes, den Glypheiden gleichwertiges Tribus gestellt, finde es aber zweckmäßig, beide Tribus in einer Abteilung *Glypheidea* zu vereinigen. (GLAESSNER möchte laut persönlicher Mitteilung die Pemphiciden sogar als selbständige Abteilung neben der Abteilung der Glypheiden aufgefaßt wissen).

<sup>21)</sup> Auch *Litogaster* wird durch ASSMANN zu den Nephropsiden gestellt, obwohl hierfür wirklich kein einziger Grund angegeben werden kann als höchstens die Antennenschuppe, die aber sämtlichen primitiveren Dekapoden zukommt. Die engen Beziehungen zwischen *Litogaster* und den jurassischen Glypheen sind eindeutig. Bemerkenswert sind die Beobachtungen von GLAESSNER 1929 über die Häutung bei *Litogaster*.

<sup>22)</sup> *Aspidogaster* ist nach der Ausbildung des Cephalothorax zweifellos aufs engste mit *Litogaster* verwandt. Bei ASSMANN sind beide Gattungen etwas voneinander entfernt, da *Aspidogaster* am ersten Gehfuß „Scheren“ besitzt. Die von KÖNIG abgebildeten Pereiopoden — auch ASSMANN lagen nur diese Abbildungen vor — sind aber nur als subchelate zu bezeichnen und besitzen eine eigentliche Schere nicht. Eine ähnlich subchelate Umbildung des ersten Pereiopodenpaares tritt bei Glypheiden vielfach auf, z. B. *Gl. tantalus*, dann innerhalb der Gattung *Glypheopsis*, der Gattung *Glypheea* usw., ohne irgendwelche besondere Bedeutung zu besitzen. Wenn also die Trennung zwischen *Aspidogaster* und *Litogaster* überhaupt aufrecht erhalten bleibt, so müssen beide Gattungen zum mindesten in nächste Nähe zueinander gestellt werden.

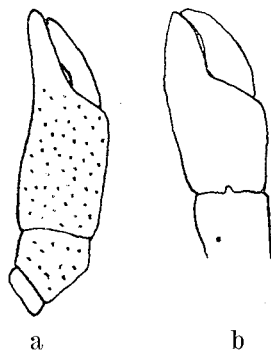


Fig. 39. Schere: a von *Pustalina* QUENST., ob. Malm; b von *Eupagurus* (rezent).

23) *Squamosoglyphea* n. subg.: Subgenotyp *Squamosogl. Udressieri* H. v. M.

24) Die Gattung *Pseudoglyphea* enthielt heterogene Formen. BEURLEN 1928a unterschied innerhalb der Gattung zwei Gruppen, eine Gruppe der *Ps. grandis* und eine der *Ps. amalthea*. Hier wird nun die Gattung *Pseudoglyphea* auf die Gruppe der *Ps. grandis* beschränkt. Genotyp der Gattung *Ps. Etallonii* OPPEL, eine Art, die durch VAN STRAELEN sehr eingehend bekannt geworden ist. — Diagnose von *Pseudoglyphea*:

„Karapax zylindrisch, stets kräftig gepanzert und skulptiert. Gekörnelte Cristae vor der Nackenfurche vorhanden, aber unregelmäßig. Beide Rückenfurchen deutlich. Antennenschuppe vorhanden. Uropoden mit Diäresis.“

*Pseudoglyphea* in dem so eingeschränkten Umfang ist sehr klar und eindeutig umschrieben. Die Gattung steht *Glyphea* sehr nahe und unterscheidet sich nur durch Einzelheiten der Oberflächengliederung.

25) Die von H. V. MEYER 1847 für *Eum. socialis* aufgestellte Gattung *Eumorphia* wurde in der Folgezeit mit *Mecochirus* verbunden. BEURLEN 1928a stellte *Eum. socialis* zu *Pseudoglyphea* in die Gruppe der *Ps. amalthea*. Mit den in dieser Gruppe vereinigten Formen besteht sehr weitgehende Ähnlichkeit. Nachdem *Pseudoglyphea* nunmehr auf die Gruppe der *Ps. grandis* eingeschränkt wurde, ist für die Gruppe der *Ps. amalthea* eine neue Gattung auszuschneiden. Vereinigung mit *Mecochirus* — *Eum. socialis* wurde ja bisher meist zu *Mecochirus* gestellt — kommt nicht in Betracht, da *Mecochirus* ja eine Diäresis und eine viel schwächere Oberflächengliederung besitzt. Auch *Pseudoglyphea* s. str. ist auszuschneiden, da dort ja eine Antennenschuppe und eine Diäresis vorhanden ist. So ist der alte H. V. MEYERsche Gattungsname wieder einzuführen.

Diagnose der Gattung *Eumorphia* H. V. MEYER:

„Karapax zylindrisch oder lateral zusammengedrückt. Panzer nur wenig kräftig, schwach gegliedert. Rückenfurchen undeutlich. Antennenschuppe fehlt, ebenso Diäresis.“ — Genotyp: *Eumorphia socialis* H. v. M.

Nach diesen Merkmalen gehört *Eumorphia* zu den Mecochiriden, während *Pseudoglyphea* ein Glypheide ist.

26) *Selenisca* ist noch sehr ungenügend bekannt. OPPEL und VAN STRAELEN haben die Gattung mit *Glyphea* vereinigt, eine Vereinigung, die freilich nur aufrechtzuhalten ist, wenn *Glyphea* als Sammelgattung im früheren Sinn aufgefaßt wird. Hinsichtlich der Stellung von *Selenisca* deutet die unregelmäßige Ausbildung der Cristae vor der Nackenfurche und das Fehlen (?) der Deckschuppe auf Mecochiriden (während freilich auch Zureihung zu den Glypheiden vertreten werden könnte).

27) Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1924, 1925a und 1927b, BEURLEN 1928a, GLAESSNER 1929b, V. KNEBEL 1907, ORTMANN 1901, VAN STRAELEN 1925.

28) *Cyclocaris* n. gen., Genotyp *Cyclocaris propinquus* SCHLOTH.

Diagnose: „Karapax sehr breit, annähernd kreisförmig. Rostralrand breit, konkav. Augen seitlich davon, sehr kurz gestielt, in schwachen Einkerbungen des Karapaxrandes eingesenkt. Vorderseitenrand schwach gelappt.“

*Cyclocaris* wurde bisher im allgemeinen mit *Eryon* s. str. (Genotyp *Eryon arctiformis* SCHLOTH.) vereinigt, mit welcher Gattung der breite, annähernd kreisförmige Karapax gemeinsam ist. Doch ist die Art, wie die Augen am Karapax ansetzen, so verschieden, daß eine generische Trennung notwendig ist. — VAN STRAELEN hat die hierher gehörigen Formen größtenteils mit *Coleia* vereinigt, was nicht allein durch die Karapaxform ausgeschlossen wird, sondern vor allem durch die Tatsache, daß *Cyclocaris* keine Diäresis besitzt. Außer *Cycloc. propinquus* SCHLOTH. gehören in diese Gattung *C. orbi-*

*culatus* MÜNST., *C. armatus* V. KNEB., *C. elongatus* MÜNST., *C. spinimanus* GERM., *C. giganteus* VAN STRAEL.

<sup>29)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BELL 1857, BEURLEN 1928a, ORTMANN 1901, OPPEL 1862, RATHBUN 1926a, SCHLÜTER 1862, 1865 und 1879, VAN STRAELEN 1925, WOODWARD 1868 und 1900.

<sup>30)</sup> Die Gattung *Cancrinus* MÜNSTER gehört sicher den *Scyllaridea* an. Nach der Ausbildung der Antennen kann sie aber weder zu den *Palinuridae* noch zu den *Scyllaridae* gestellt werden. In dieser Hinsicht ist sie vielmehr eine ausgesprochene Zwischenform zwischen beiden Familien. Es dürfte sich daher empfehlen, für diese Gattung eine dritte selbständige Familie auszuscheiden.

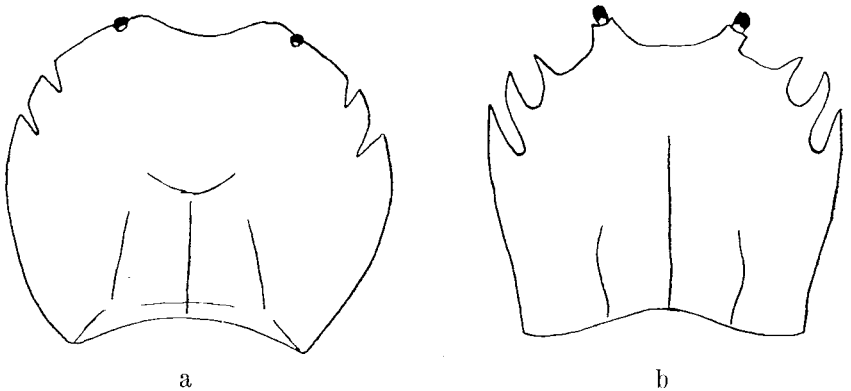


Fig. 40. Karpaxumriß: a von *Cyclocaris propinquus* SCHLOTH., ob. Malm, Genotyp von *Cyclocaris*; b von *Eryon arctiformis* SCHLOTH., ob. Malm, Genotyp von *Eryon*.

<sup>31)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1913 und 1927b, DOFLEIN und BALSS 1913, LÖRENTHEY-BEURLEN 1929, MOBRICKE 1897, ORTMANN 1901, SEGERBERG 1900, VAN STRAELEN 1925.

<sup>32)</sup> *Protomunida* n. gen., Genotyp *Pr. munidoides* SEGERB. Verbreitung im Dan und im Paläozän (*Pr. primaeva* SEGERB. und *Pr. spitzbergica* GRIPP). *Protomunida* ist charakterisiert durch ein glattes ungezähntes, dreieckiges Rostrum, an dessen Basis jederseits kurze Spitzen stehen. Karpaxform und Verzierung wie bei *Galathea*. — *Protomunida* nimmt somit eine ausgesprochene Zwischenstellung zwischen *Galathea* und *Munida* ein.

<sup>33)</sup> Vgl. BALSS 1927b, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926.

<sup>34)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BEURLEN 1925, 1928b und 1929a, DOFLEIN 1906, ORTMANN 1901, SEGERBERG 1900, VAN STRAELEN 1925 und 1928c.

<sup>35)</sup> Hierher ist unter Vorbehalt auch noch die Gattung *Cyclothyreus* REMEŠ gestellt worden. Verfasser hat diese Gattung (LÖRENTHEY-BEURLEN 1929) als fraglich zu den Xanthiden gestellt. Eine Annäherung dieser Gattung an Xanthiden läßt sich tatsächlich beobachten. Doch dürfte eine unmittelbare Zureihung zu weit gehen; denn neben xanthidenähnlichen Merkmalen ist *Cyclothyreus* doch noch recht primitiv. Eine Zureihung zu den Dromiiden (VAN STRAELEN) scheint jedoch kaum möglich. Ehe eine sichere Einreihung durchgeführt werden kann, muß vollständigeres Material vorliegen. Sicher steht *Cyclothyreus* der Wurzel der Xanthiden nicht fern.

<sup>36)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BITTNER 1875, 1883 und 1893, DOFLEIN 1906, GLAESSNER 1928, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926.

<sup>37)</sup> Das System der Maiiden ist hier noch nach der Zusammenfassung BALSS 1927b aufgeführt. Die Einreihung der fossilen Formen ist durchweg nur provisorisch. Es wäre wünschenswert, daß das gesamte fossile Maiiden-Material einheitlich nach den Gesichtspunkten durchgearbeitet würde, die BALSS in seiner eben erschienenen Revision 1929b angewandt hat.

<sup>38)</sup> Ob *Pisomaia* in der gleichen Art wie *Micromaia* einen freien Antennenstiel besessen hat, ist nach dem einzigen bis jetzt vorliegenden Stück nicht zu entscheiden. Das eoazäne Alter macht jedoch ein ähnlich primitives Verhalten wahrscheinlich, so daß die Gattung vorläufig hier eingereiht sei. Die Ausbildung der Orbita deutet auf die ebenfalls primitiven Inachinen, *Micromaia* hat ja eine ähnlich unvollständige Orbita.

<sup>39)</sup> *Periacanthus* wurde (LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929) in einer besonderen Familie *Periacanthidae* den *Maiidae* gegenüber gestellt. Eine solche Sonderstellung dürfte jedoch nach vorläufiger Kenntnis die rein habituellen Unterschiede zu sehr betonen. Die unvollständig entwickelte Orbita schließt jedenfalls die *Parthenopiden*, an die BITTNER dachte, vollkommen aus. In diesem Merkmal besteht Übereinstimmung mit den *Acanthonychinien*. Doch ist nach dem eoazänen Alter nicht ausgeschlossen, daß der Antennenstiel — Micromaiiden-ähnlich — noch frei war. In diesem Fall würde sich die bemerkenswerte Tatsache ergeben, daß die verschiedenen Unterfamilien schon im Eozän bestanden, aber hier durchweg auf dem *Micromaia*-Stadium standen. Das noch sehr lückenhafte Material läßt eine Entscheidung nicht zu. Die hier in Anlehnung an die zoologische Klassifikation gegebene Einteilung der Maiiden ist demnach als eine provisorische zu betrachten, ebenso die Ausscheidung der Micromaiiden, die aber bei dem augenblicklichen Stand der Kenntnisse zweckmäßig ist.

<sup>40)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BELL 1862, DOFLEIN 1906, GLAESSNER 1925, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926, WOODWARD 1867.

<sup>41)</sup> Die Zugehörigkeit von *Archaeopus* zu den *Ocypodoida* ist zweifelsfrei. Doch kann die Gattung nach der kräftigen Ausbildung der Antennulen, die in keine Antennulargruben eingefaltet sind, nur zu den Retroplumiden gehören, nicht zu den Ocypodiden, wie RATHBUN wollte.

<sup>42)</sup> Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1927b, BITTNER 1875 und 1884, GLAESSNER 1928, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, MILNE EDWARDS 1860, 1862—1865.

<sup>43)</sup> *Lobocarcinus* wurde (LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929) vom Verfasser zu den Xanthiden gerechnet. Die Ausbildung des Rostrums allein, die dafür maßgebend war, dürfte hierfür kaum genügen, zudem da der gesamte Habitus sich eng an die Cancriden anschließt. Eine unmittelbare Zureihung zu den Cancriden ist jedoch nicht möglich, wie die hier gegebene kurze Diagnose zeigt.

<sup>44)</sup> Vgl. vor allem hierzu: BALSS 1927, BELL 1857 und 1862, BEURLLEN 1929, BITTNER 1875 und 1883, JOH. BÖHM, DOFLEIN 1906, GLAESSNER 1928, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, MILNE EDWARDS 1862—1865, LÖRENTHEY 1898b, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926, SEGERBERG 1900, WOODWARD 1898.

<sup>45)</sup> Im Gegensatz zu den vom Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929) angenommenen engen Beziehungen zwischen Cancriden und Portuniden dürfte tatsächlich, wie vor allem aus der Ausbildung von *Carcinereutes* hervorgeht, eine relativ enge Verwandtschaft zwischen Portuniden und Xanthiden bestehen, während die Cancriden isolierter stehen, vgl. unten. Die Portuniden sind daher mit unter die *Xanthimorpha* aufgenommen.

Die Tatsache aber, daß die hierher gehörigen Formen durch die Ausbildung des letzten Pereiopoden sich grundsätzlich von sämtlichen anderen Xanthimorphen unterscheiden, macht es zweckmäßig, die Portuniden als besonderes Subtribus (*Portunoidea*) den eigentlichen *Xanthoidea* gegenüberzustellen.

46) Daß die Gattung *Carcineretes* WITHERS tatsächlich zu den Portunoiden gehört — WITHERS selber hielt Zugehörigkeit zu den Cymopoliiden für nicht unwahrscheinlich — geht m. E. aus der Ausbildung des hinteren Pereiopodenpaares eindeutig hervor und auch BALSS und GLAESSNER haben *Carcineretes* in der gleichen Weise eingereiht. Auf der andern Seite aber scheint es mir nicht wohl möglich, diese Gattung in die Familie der Portuniden einzubeziehen, wie das BALSS und GLAESSNER andeuten. Dazu sind die Unterschiede in der Ausbildung der Karapaxform, der Orbitalränder, der Seitenränder zu groß. Dementsprechend ist hier eine besondere Familie *Carcineretidae* ausgeschieden, die zweifellos innerhalb der Portunoideen eine sehr primitive Stellung einnimmt, entsprechend dem hohen Alter.

47) Für *Necronectes* (= *Gatunia* RATHB.) eine selbständige Familie auszuschneiden, wie RATHBUN vorschlägt (*Gatunidae*, von GLAESSNER aus Prioritätsgründen in *Necronectidae* umgewandelt) und GLAESSNER und BALSS übernehmen, scheint dem Verfasser nicht wohl möglich; *Necronectes* paßt sich sowohl phylogenetisch, als auch morphologisch so glatt in das Gesamtbild der Portuniden, speziell der Lupinen ein, daß kein Grund einzusehen ist, diese klaren Beziehungen irgendwie zu verhüllen.

48) Unter *Daira* ist in diesem Zusammenhang auch die Eozän/Miozän-Gattung *Phymatocarcinus* einbezogen.

49) *Palaeocarpilius* unterscheidet sich von den Carpilinen durch das mächtig entwickelte zweite Stielglied der Antenne; auch dürfte der distale Teil der Antennen nicht in die Orbita eingeschlossen gewesen sein. Schwache Gaumenleisten sind vorhanden. Durch diese Merkmale, wie auch die Form des Karapax sind Beziehungen zu den Oziinen angedeutet. Daneben bestehen freilich auch Ähnlichkeiten zu *Carpilius*. — Die Gattung dürfte unmittelbar an primitive Xanthinen (*Xanthopsis*) oder Meupipinen anzuschließen sein, als Vorstufe zu den Carpilinen oder Oziinen.

50) Die Gattung *Laevicarcinus* LÖRENTHEY gehört zweifellos den Goneplaciden an; die Ähnlichkeit mit *Branchioplax* und ähnlichen Gattungen ist so auffällig, daß ein Zweifel kaum bestehen kann. (Dagegen ist *Titanocarcinus*, mit welcher Gattung *Laevicarcinus* früher vereinigt war, ein ebenso typischer Xanthide.) Das gleiche gilt für die Gattungen *Galenopsis* und *Carinocarcinus*, die GLAESSNER im Katalog zu den Xanthiden stellt. Auch hier sind die Ähnlichkeiten, so gut wie bei *Plagiolophus* und *Colpocaris*, die auch GLAESSNER hierher stellt, eindeutig.

51) Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1927 b, BELL 1862, BITTNER 1875, 1883, 1893, JOH. BÖHM 1922, BROCCHI 1877, EBERT 1886, 1888, LÖRENTHEY 1898, LÖRENTHEY-BEURLÉN 1929, RATHBUN 1926 a, VAN STRAELEN 1923 a, 1923 b, 1923 c.

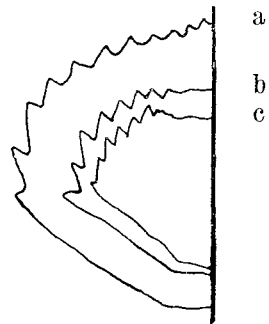


Fig. 41. Karapaxumriß von *Necronectes* (n. GLAESSNER): a *Necronectes proavitus* RATHB.; b *Necronectes Schafferi* GLAESSN.; c *Necronectes vidali* MILNE EDWARDS.

<sup>52)</sup> *Laeviranina* ist noch ungenügend bekannt; vor allem fehlt noch die Kenntnis des Sternums. Nach dem Karapax ist diese Gattung die primitivste Gattung der *Raninidae* und zeigt enge Beziehungen zu *Raninellopsis*; vielleicht sind beide Gattungen identisch oder gehören einige zu *Laeviranina* gestellte Formen in Wirklichkeit zu *Raninellopsis*, während die übrigen als *Laeviranina* enger zu *Hela* gehören. Eine Unterscheidung des vielfach ungenügend erhaltenen Materials nach dem Karapax allein ist oft schwierig. Auch zwischen *Laeviranina* und *Pseudorarinella*, wie auch zwischen *Raninellopsis* und *Pseudorarinella* dürften enge Beziehungen bestehen, soweit, daß auch diese Gattungen sich teilweise vielleicht überschneiden, während verhältnismäßig scharf die Grenze zwischen *Rarinella* und *Pseudorarinella* ist. Eine Revision gerade dieser Gruppe wäre sehr notwendig.

<sup>53)</sup> Vgl. vor allem: BALSS 1927 b, BELL 1857 und 1862, CARTER 1872, LÖRENTHEY-BEURLIN 1929, NOETTLING 1881, RATHBUN 1917 und 1926 a, RISTORI 1886, SEGERBERG 1900, VAN STRAELEN 1923 a, STOLIZCKA 1871.

<sup>54)</sup> *Necrocarcinus* BELL ist eine Sammelgattung. Der Genotyp ist *N. Woodwardi*. An diese Art schließen sich unmittelbar eigentlich nur die Formen aus dem englischen Gault und Cenoman an; und auf diese müßte die Gattung von Rechts wegen beschränkt werden. Doch sind später eine ganze Reihe von „*Necrocarcinus*“-Arten aus dem Senon und Dan beschrieben worden. Die von SEGERBERG aus dem Dan bekannt gemachten Formen schließen sich enger an *Campylostoma* als an *Necrocarcinus* an und nehmen in vieler Hinsicht, wie stratigraphisch, so auch morphologisch eine Zwischenstellung zwischen diesen beiden Gattungen ein. Für diese Formen wäre daher eine selbständige Gattung auszuscheiden. — *Necrocarcinus Hannae* RATHBUN aus dem Eozän wurde schon von RATHBUN nur unter Vorbehalt zu *Necrocarcinus* gestellt. Enge Beziehungen scheinen zu *Campylostoma* wie auch zu *Orithopsis* zu bestehen; auch diese Form dürfte der Repräsentant einer selbständigen Gattung sein. — *Necrocarcinus quadrisessus* NOETTLING von Maastricht ist unvollständig bekannt, steht aber nach dem was vorliegt, ziemlich isoliert, kann zum mindesten nicht mit *Necrocarcinus* vereinigt werden. — Eine gründliche Revision dieses ganzen Formenkreises wäre sehr erwünscht und würde sehr zur Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Calappiden beitragen.

<sup>55)</sup> Die Familie *Dakoticanceridae* wurde von RATHBUN zu den Dromiaceen gestellt, doch steht, wie schon BEURLIN 1928 b betont hat, *Dakoticancer* unter den Dromiaceen absolut isoliert. Auf der andern Seite bestehen so weitgehende Übereinstimmungen mit *Necrocarcinus* in jeder Hinsicht, daß Verfasser eine Zureihung mindestens zu den *Calappoida* richtiger erscheint. Ja, die Übereinstimmung geht so weit, daß man sogar an eine Vereinigung mit der Fam. *Calappidae* selber denken könnte.

## B. Begründung des Systems

### 1. Unterordnung *Trichelida*

Schon die oben gegebene Diagnose zeigt die morphologisch so klar umschriebene Einheitlichkeit und Geschlossenheit der Unterordnung. Die konstant auftretenden drei Scherenpaare sind auf sie beschränkt; ähnlich verhalten sich die andern Merkmale, sowie die in ihren Grundzügen recht einheitliche Ontogenie (mit Ausnahme der Sergestiden). Die Zusammengehörigkeit der drei Ab-

teilungen der Tricheliden ergibt sich überdies auch recht klar aus der Entwicklung im einzelnen.

Die primitivste Gruppe wird durch die *Penaeidea* dargestellt, und zwar aus folgenden Gründen:

1. fehlt eine Brutpflege,
2. ist die Ontogenie von selten typischer Vollständigkeit,
3. ist der dritte Maxillarfuß und sämtliche Pereiopoden siebengliedrig,
4. sind die drei Scherenpaare nicht oder nicht nennenswert gegeneinander differenziert.

Dazu kommt bestätigend das hohe Alter der *Penaeidea* (Buntsandstein) und die Tatsache, daß mit großer Wahrscheinlichkeit schon im Malm die einzelnen Unterfamilien der Penaeiden getrennt sind, mit andern Worten die Entwicklung im wesentlichen abgeschlossen ist. — Den *Penaeidae* gegenüber sind die Sergestidae zweifellos eine aberrante, durch besondere Anpassung um- und rückgebildete Gruppe (Reduktion der Kiemen und der hinteren Pereiopoden, starke Kainogenese in der Ontogenie). Für die Gesamtentwicklung der Tricheliden ist diese Familie somit bedeutungslos.

Die andern Tribus (*Stenopidea*, *Uncinoidea*, *Paranephropsidea*, *Nephropsidea*) stehen in den vier erwähnten Punkten auf höherer Organisationsstufe, lassen sich somit unter diesen Gesichtspunkten ohne Schwierigkeit von den *Penaeidea* ableiten; in einem fünften Punkte sind sie jedoch primitiver als die *Penaeidea*, in der Ausbildung der Kiemen; die *Penaeidea* haben Dendrobranchien, während den übrigen Gruppen Trichobranchien zukommen, also der Kiementypus, den wir als den Grund- und Ausgangstypus der Dekapodenkieme betrachten müssen. Ein grundsätzlicher Widerspruch scheint mir hierin jedoch nicht zu liegen; auch die Penaeiden besaßen ursprünglich Trichobranchien, die aber weitergebildet wurden, während die übrige Organisation relativ stabil blieb. Im Gegensatz dazu machten die Abkömmlinge der *Penaeidea* eine weitergehende Umbildung und Neuanpassung des gesamten Organismus durch, wobei eine Weiterbildung der Kiemen über das Trichobranchienstadium hinaus unterblieb.

Im einzelnen sei kurz folgendes bemerkt: Die Stenopiden stehen auf höherer Organisationsstufe in der Differenzierung des dritten Scherenfußes und der abgekürzten Ontogenie. Primitivere Verhältnisse zeigt die sehr einfache Kiemenformel; ein weiterer Unterschied betrifft das Fehlen der Diärese in den Uropoden. In-



folge des geringen fossilen Materials ist ein Verfolgen der Entwicklung der Stenopiden ausgeschlossen. Eine Annäherung an *Penaeidea* ist somit naturgemäß nicht feststellbar. Trotzdem dürfte Herleitung von diesen zweifellos sein. Das Fehlen der Diärese kann dagegen nicht ins Feld geführt werden; im Gegenteil, die in der Ontogenie stark verzögerte Entwicklung von Uropoden und Telson deutet an, daß die Ausbildung des Schwanzes durch Entwicklungshemmungen beherrscht wird, so daß eine Unterdrückung der Diäresis leicht vorstellbar ist. Ebenso wenig können die Kiemen gegen eine solche Herleitung sprechen, da ja nach dem Gesagten auch die *Penaeidea* ursprünglich die primitiveren Trichobranchien besessen haben müssen; auch hat die heute etwas differenziertere Kiemenformel der Penaeiden zweifellos das primitivere Stadium, das die Stenopiden in der Gegenwart noch repräsentieren, einmal durchgemacht.

Während also die *Penaeidea* schon frühzeitig und auf einer verhältnismäßig niedrigen Organisationsstufe stabil werden und nur in den Kiemen noch eine gewisse Umbildung erfahren, zeigen die Stenopiden eine weitergehende Umbildung (Brutpflege, Ontogenie, dritter Scherenfuß), erreichen also eine etwas höhere Organisationsstufe, dafür bleibt aber die Entwicklung der Kiemen auf einem primitiven Stadium gehemmt.

Gegenüber Stenopiden und Penaeiden\*) sind die *Paranephropsidea* und *Nephropsidea* reptante Formen. Diese gleichartige Lebensweise bedingt natürlich eine Reihe gemeinsamer Merkmale, so die größere Panzerfestigkeit — im Gegensatz zu dem dünnen Panzer der natanten Penaeiden und Stenopiden — so die breit zylindrische Karapaxform — gegenüber der lateralen Zusammendrückung dort — weiter die Differenzierung und Vergrößerung des ersten Scherenpaares auf Kosten der beiden hinteren — gegenüber der gleichartigen Ausbildung sämtlicher drei Scherenpaare bei den Penaeiden und der Vergrößerung des dritten Paares bei Stenopiden. Diese übereinstimmenden Anpassungsmerkmale im Zusammenhang mit den gemeinsamen Trichelidenmerkmalen haben bisher im allgemeinen eine Vereinigung der *Erymidae* mit den *Nephropsidea* veranlaßt. Beide Abteilungen stehen aber selbständig nebeneinander, wie der Ab-

\*) Eine Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uncinoidea* ist mit Sicherheit vorläufig nicht möglich. Vermutlich verhalten sie sich ebenso zu den *Penaeidea* wie die *Stenopidea* (vgl. Anm. 5, S. 366).

lauf der Entwicklung klar zeigt. Eine Gegenüberstellung der Hauptentwicklungsstufen beider Abteilungen, die durch folgende Gattungen charakterisiert sei:

I. *Clytiopsis* (Buntsandstein) — *Magila* (Oberer Malm), *Pseudastacus* (Oberer Malm, Kreide),

II. *Clytia*, *Eryma* (Jura) — *Hoploparia* (Kreide),

III. *Enoploclytia* (Kreide) — *Homarus* (Rezent),

läßt erkennen, daß in beiden Abteilungen die älteste Stufe einen dünnen und schwachen Panzer, sehr schwach differenzierte und kleine Scheren an dem ersten Scherenpaar und breite, vier-

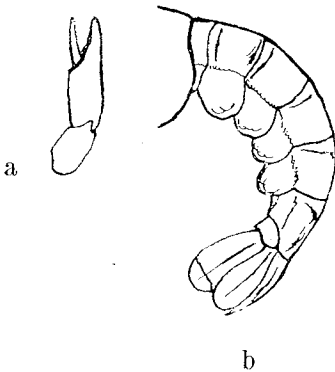


Fig. 42. Abdomen und Schere von *Clytiopsis* BILL (n. BILL), (*Paranephropsidea*), ob. Buntsandstein.

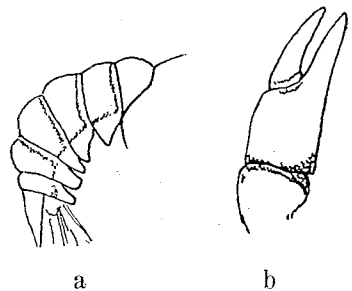


Fig. 43. Abdomen und Schere von *Eryma* (*Paranephropsidea*), ob. Malm.

eckig gerundete Abdominalpleuren besaß. Auf der zweiten Stufe ist in beiden Fällen der Panzer fest und kräftig entwickelt, das vordere Scherenpaar beginnt sich zu vergrößern und zu differenzieren, während die beiden hinteren Paare kleiner und einfacher werden, die Abdominalpleuren beginnen sich zu verschmälern und zu dreieckiger Form umzuwandeln. Auf der dritten Stufe schließlich sind die Scheren kräftig und verschiedenartig differenziert, die Abdominalpleuren sind fast durchweg schmal und dreieckig geworden; im Panzer ist die Festigkeit noch weiter gesteigert.

Die Entwicklung verläuft also bei Erymaiden und *Nephropsidea* in deutlicher Parallelität, wobei zu bemerken ist, daß diese Parallelität durch eine gleichsinnige Anpassung an reptante Lebensweise bedingt ist, während die ältesten Entwicklungsstufen noch kaum eine eigentliche Anpassung an eine solche erkennen lassen, vielmehr durch ihren dünnen Panzer und die geringe Diffe-

renziertheit der Scherenpaare an natante Formen erinnern. *Paranephropsidea* und *Nephropsidea* sind also Abkömmlinge natanter Dekapoden und haben sich erst sekundär an die reptante Lebensweise angepaßt; die Parallelität der Entwicklung und die gleich primitive natantier-ähnliche Ausbildung der Anfangsstufen in beiden Abteilungen läßt dabei erkennen, daß es sich um zwei verschiedene, unabhängig voneinander entstandene Stämme handelt. Daß als Ausgangsgruppe für beide nur die Abt. *Penaeidea* in Frage kommen kann, ist schon früher von BILL und später von BEURLEN gezeigt worden.

Eine weitere Bestätigung für die unabhängig iterative Entstehung der Erymiden und Nephropsiden ergibt das Verhalten der Abdominalpleuren. In den älteren Entwicklungsstadien sind

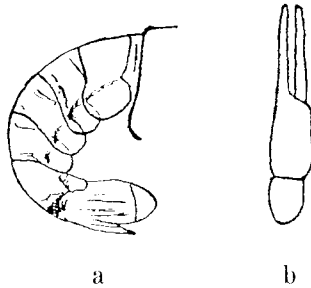


Fig. 44. Abdomen und Schere von *Pseudastacus (Nephropsidea)*, ob. Malm.

dieselben in beiden Abteilungen breit viereckig, also von gleicher Ausbildung wie bei den natanten *Penaeidea*. Diese Form der Abdominalpleuren wird mit fortschreitender Anpassung an die reptante Lebensweise in beiden Abteilungen zugunsten einer schmal dreieckigen Form aufgegeben. Diese Umbildung ist durch die Anpassung bedingt. Die reptanten Makruren schwimmen ja im allgemeinen wenig, vor allem besitzen sie nicht mehr die Fähigkeit der Natantier durch Rudern mit den Pleopoden bei gestrecktem Abdomen schwimmen zu können; wenn sie schwimmen, so geschieht dies vielmehr rückwärts, durch stoßweises Einschlagen des Abdomens, (eine Art zu Schwimmen, die übrigens auch die Natantier schon ausüben, bloß nicht als einzige und wichtigste Form des Schwimmens). Während nun die breit viereckigen Abdominalpleuren, die bei gestrecktem Abdomen mit ihrem Rand aneinanderstoßen, dem Abdomen einen gewissen Halt verleihen, müssen sie beim

Einklappen des Abdomens mit ihren Rändern übereinander geschoben werden, wirken also auf die Bewegung unter Umständen hemmend ein. Dies zeigt deutlich, daß die bei Erymiden und Nephropsiden einsetzende Verschmälerung der Abdominalpleuren im Dienste der Neuanpassung an die reptante Lebensweise steht, während die viereckigen Pleuren der älteren Formen noch auf die natanten Stammformen zurückweisen — und zwar unabhängig voneinander in beiden Abteilungen.

Schließlich wäre hier noch eine weitere Überlegung anzuführen, das ist die Art der Atmung bei Erymiden und Nephropsiden. Wie an anderer Stelle (BEURLEN, 1929) gezeigt wurde, war bei

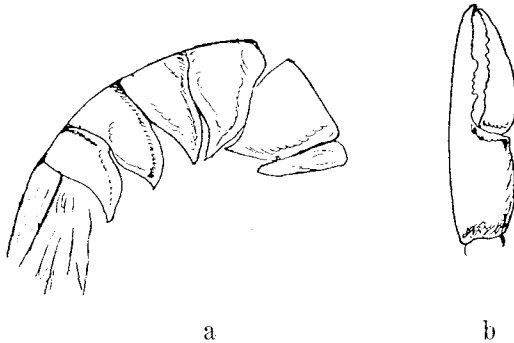


Fig. 45. Abdomen und Schere von *Hoploparia* (*Nephropsidea*), Tertiär.

den Erymiden der *Musc. dorsoventralis posterior*, der bei den Astacuren nur als rudimentäres Sehnenband noch vorhanden ist, noch als funktionierender Muskel ausgebildet. Dieser dem Schalen-schließmuskel der Phyllocariden homologe Muskel stand bei den Erymiden mit größter Wahrscheinlichkeit im Dienste der Atmung, indem die Pleuren des Karapax zusammengezogen werden konnten, wodurch die unter den Pleuren befindliche Kiemenhöhle erweitert bzw. verengert wurde. Die Art der Atmung bei den Nephropsiden ist ganz anders und nicht unmittelbar von den Verhältnissen bei den Erymiden abzuleiten; das Atemwasser wird durch kleine Öffnungen vor den Koxen der Pereiopoden in die Kiemenhöhle eingelassen; eventuelle Bewegungen zur Erweiterung bzw. Verengung der Kiemenhöhle werden durch Heben und Senken des Karapax am hinteren Teile ausgeführt, da ja eine Zusammenziehung der Pleuren infolge des rudimentären *Musc. dorsoventr. post.* nicht mehr in Frage kommt. Ein Rudimentärwerden dieses bei den

Erymaiden funktionierenden Muskels und dadurch eine Umstellung der Atmungsbewegungen zu dem Typus der Nephropsiden erscheint ausgeschlossen, da nach allen Erfahrungen nur funktionslose Organe rudimentär werden. Die Nephropsiden müssen also von Formen abstammen, bei denen der in Frage stehende Muskel schon rudimentär war, d. h. die Erymaiden können nicht die unmittelbaren Vorfahren der Astacuren sein.

Daraus ergibt sich:

1. Die Tricheliden treten nachweislich spätestens in der Untertrias auf; ihre primitivsten ältesten Vertreter waren natant und von penaeidenähnlichem Habitus („*Penaeus*“ *atavus* BILL).

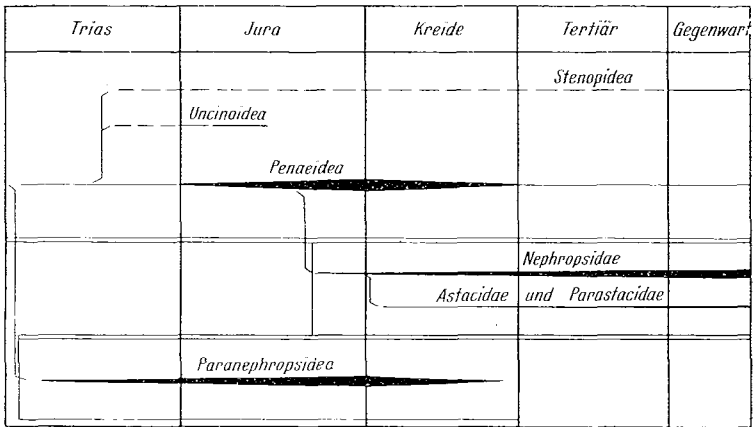


Fig. 46. Entwicklungsschema der *Trichelida*.

2. Diese penaeidenähnlichen Ausgangsformen müssen Trichobranchien und einen noch funktionierenden *Musc. dorsoventralis posterior* (Schalenschließmuskel) besessen haben.

3. Auf diesem Stadium spalten die Stenopiden und Uncinoiden ab, durch ihre besondere Anpassung unter Erhaltung der Trichobranchien.

4. Ebenso entwickeln sich auf diesem Stadium zu reptanter Lebensweise die *Paranephropsidea*, wobei der noch wohl entwickelte Schalenschließmuskel in den Dienst der Atmung gestellt wird.

5. Die Penaeiden selber bleiben verhältnismäßig formkonstant. Da bei ihnen — wie bei natanten Dekapoden überhaupt — die Kiemenhöhle in freier Verbindung mit dem umgebenden Wasser steht und der Panzer einheitlich ist, wird der Schalenschließmuskel rudimentär, da ihm eine bestimmte Funktion abgeht (das gleiche gilt für die Stenopiden).

6. Auf diesem Stadium spalten die Nephropsiden ab, deren Entwicklung infolge der gleichartigen Anpassung iterativ sich zu der der Erymaiden verhält.

7. Die Erymaiden treten in der Untertrias auf, die Uncinoiden sind auf den Lias beschränkt; die *Nephropsidea* erscheinen erst im oberen Malm. Die Stenopiden sind fossil unbekannt.

## 2. Unterordnung *Anomocarida*

Nicht ganz so klar wie bei den Tricheliden liegen die Verhältnisse in der vielgestaltigen Unterordnung der *Anomocarida*. Immerhin ergibt auch hier das fossile und lebende Material ein befriedigendes Bild.

Die formenreichste Abteilung der Nectocariden (Trib. *Eucyphidea*) enthält nur Natantier. Es werden sieben Subtribus unterschieden, von denen die drei durch einen Exopoditen im erwachsenen Zustand charakterisierten Subtribus nach allgemeiner Ansicht als die primitiveren gelten, gegenüber den vier übrigen, bei denen das erwachsene Tier keine Exopoditen mehr besitzt. Eine eindeutige Festlegung der verwandtschaftlichen Verhältnisse auf Grund des fossilen Materials ist zurzeit nicht möglich, da das vorliegende Material sehr klein ist. Zunächst sei festgestellt, daß die Eucyphiden erstmals im Obermalm auftreten, also zweifellos jünger sind als die Penaeiden. Und zwar geht das nicht allein aus dem späteren Auftreten den Penaeiden gegenüber hervor — die geologische Überlieferung könnte ja infolge Unvollständigkeit ein schiefes Bild ergeben —, sondern das ergibt sich ganz eindeutig aus den zahlenmäßigen Verhältnissen des Auftretens: die Penaeiden sind im Jura durch neun z. T. artenreiche Gattungen vertreten — Gattungen, die, da am fossilen Material nur der Karapax zur Unterscheidung zur Verfügung steht, zweifellos wesentlich weiter gefaßt sind als die lebenden —; demgegenüber kennen wir aus dem Jura nur drei sichere und eine unsichere Eucyphidengattung, die je nur mit wenigen Arten vertreten sind. Die Eucyphiden spielen also in der Natantierfauna des Jura im Gegensatz zu den Penaeiden eine ganz untergeordnete Rolle, genau umgekehrt wie in der Gegenwart, wo zwei Penaeidenfamilien 21 Eucyphidenfamilien gegenüberstehen. Die Eucyphiden hatten demnach ihre Hauptentfaltung erst vom Jura ab, bei den Penaeiden war sie im Jura schon abgeschlossen.

Hinsichtlich der Beziehungen innerhalb der Eucyphiden ist von Bedeutung, daß das Subtribus der *Palaemonoidea* das einzige ist, das bis in den Oberjura zurückreicht: zwei der Oberjura-Gattungen gehören ihm an. Die dritte Gattung besitzt Exopoditen, gehört aber keinem der lebenden Subtribus mit Exopoditen an, sondern steht ganz isoliert. Dieses hohe Alter läßt die Palaemonoiden innerhalb der Eucyphiden als sehr ursprünglich erscheinen, sowohl gegenüber Crangonoiden und Pandaloiden, wie auch gegenüber den Exopoditen besitzenden Pasiphaeoiden usw., die ja noch vollkommen fehlen. In gleicher Richtung deutet auch die Ontogenie: dieselbe ist bei den Palaemonoiden von ganz besonderer Vollständigkeit, wogegen sie in den übrigen Subtribus abgekürzt und z. T. auch modifiziert erscheint. Es wären demnach nicht allein die exopoditenlosen, sondern auch die exopoditentragenden Subtribus von den Palaemonoiden abzuleiten. Hinsichtlich der ersteren Gruppe bestehen keine Schwierigkeiten einer derartigen Ableitung; anders in der zweiten Gruppe: grade der Besitz von Exopoditen bei den erwachsenen Formen, d. h. gewissermaßen ein Verharren auf dem Mysisstadium gibt ihnen einen primitiven Anschein — „Übergangsformen zu den Schizopoden“. Auch das Auftreten der Exopoditen besitzenden Udorelliden gleichzeitig mit den Palaemonoiden im Oberjura könnte in dieser Richtung ausgedeutet werden. Dem widersprechen folgende Tatsachen:

a) Das Alter der Eucyphiden, da sie erst im Oberjura auftreten, also in einer Zeit, in der der Dekapodenstamm schon hoch entwickelt ist in einer ganzen Reihe verschiedener Gruppen, so daß Übergangsformen zu den Schizopoden bei den Eucyphiden nur dann erwartet werden könnten, wenn eine polyphyletische Entstehung der Dekapoden aus Schizopoden angenommen werden könnte.

b) Die Organisation der exopoditentragenden Eucyphiden, die in keiner Hinsicht primitiv ist, sondern hinsichtlich der Mundgliedmaßen, der Kiemen, der Ontogenie, der Brutpflege vollkommen der Organisationshöhe der Palaemonoiden entspricht, differenzierter ist als z. B. bei den exopoditenlosen Penaeiden. Es sind also durchweg hoch differenzierte natante, echte Dekapoden, bei denen höchstens der Exopodit als primitives Merkmal aufgefaßt werden kann.

Der Exopodit braucht aber nicht primitiv zu sein, er kann ebensogut im Dienste der natanten Anpassung sekundär wieder erworben, oder richtiger durch Entwicklungshemmung auch beim erwachsenen Tier erhalten geblieben sein — in der Ontogenie wird

er ja immer noch entwickelt, nur daß er normalerweise im erwachsenen Zustand wieder rückgebildet wird. Die Penaeiden zeigen ja ganz entsprechendes: auch hier treten sekundär vielfach die Exopoditen im erwachsenen Zustand wieder auf. Dies dürfte auch für die Eucyphiden zutreffen: der Grundtypus ist ein normaler, hoch differenzierter makrurer echter Dekapode, der in vielen Punkten auf höherer Organisationsstufe steht als die Tricheliden (z. B. *Stylamblys!* *Phyllobranchien!*); infolge der natanten Anpassungsrichtung bleibt in einigen besonders extremen Gruppen der Exopodit des Mysisstadiums auch beim erwachsenen Tier erhalten; die Entwicklung ist gehemmt. Die exopoditenträgenden Eucyphidensubtribus sind also nicht primitiver als die andern, sondern sind Repräsentanten einer durch spezielle Anpassung bedingten absteigenden, gehemmten Entwicklung. Die aufsteigende Entwicklung führte von den primitiven Palaemonoiden zu den Crangonoiden, die insofern eine höhere Organisationsstufe besitzen, als die Entwicklung abgekürzt ist, die Epipoditen reduziert sind und ebenso der Incisorfortsatz der Mandibeln stets rückgebildet ist.

Eigenartig ist die Stellung der Udorelliden. Das Vorhandensein von Exopoditen deutet auf Beziehungen zu den in der Entwicklung gehemmten Tribus. Auf der andern Seite gibt ihnen die abweichende Ausbildung der Endopoditäste der Pereiopoden eine sehr isolierte Stellung und das hohe oberjurassische Alter deutet auf primitive Verhältnisse. Sollte diese Familie nicht doch am Anfang der Entwicklung der Eucyphiden stehen, als ganz besonders primitiv? das Vorhandensein der Exopoditen bei einem Teil der Eucyphiden also ein ursprüngliches Verhalten sein, wie das ja auch BALSS bei der Besprechung von *Udorella* annimmt? Die oben gegebenen Einwände gegen eine solche Möglichkeit gelten voll und ganz auch für *Udorella*. Die von BALSS besprochene Ausbildung der Pereiopoden läßt diese Gattung als ganz einseitig spezialisierte, pelagisch lebende Formen erkennen. Und diese Spezialisierung bedingt es wohl auch, daß schon auf diesem frühen Stadium der Eucyphiden in diesem Fall die Exopoditen bis zum erwachsenen Zustand erhalten geblieben sind. Das Vorhandensein der Exopoditen bei *Udorella* ist kein primitives, sondern ein excessives Merkmal. *Udorella* und die späteren, exopoditenträgenden Eucyphiden verhalten sich in diesem Punkt iterativ zueinander.



Die zweite Abteilung der Anomocariden, die Herpocariden, tritt ebenfalls vom Jura an auf, reicht aber etwas weiter zurück als die Nectocariden, nämlich bis in den Lias, um allerdings charakteristisch und zahlreicher ebenfalls erst im Malm aufzutreten und wie die Nectocariden ihre Hauptentfaltung erst postjurassisch zu erleben.

Hinsichtlich der Thalassiniden wird die aus der Morphologie der rezenten Formen sich ergebende Auffassung, daß die Axiiden die primitivste Familie der Thalassiniden sind, durch das paläontologische Material eindeutig bestätigt: die Axiiden sind die einzige Familie, die schon im Jura nachweisbar ist, die aber hier gleich mit verschiedenen Gattungen nebeneinander auftritt. Die Herleitung der übrigen Familien aus den Axiiden läßt sich aus dem lückenhaften Material nicht unmittelbar zeigen, nur für die Callianassiden ist ein solcher Nachweis möglich durch die zwischen Axiiden und Callianassiden vermittelnde Kreidegattung *Protocallianassa*. Die verschiedenartige Differenzierung der einzelnen Familien macht ein radiäres Aufspalten von Axiiden aus wahrscheinlich; zum mindesten ist eine seriale Aufeinanderfolge nach fortschreitender Differenzierung für die Gesamtheit der Thalassinidenfamilien ausgeschlossen.

Gegen eine derartig zentrale Stellung der Axiiden innerhalb der ganzen Abteilung scheint die Ontogenie zu sprechen: Diese ist bei *Axius* am stärksten gekürzt. Aber hier besteht offensichtlich ein ähnliches Verhalten, wie z. B. bei Penaeiden und Stenopiden: Die Stenopiden sind hinsichtlich der Kiemen viel primitiver geblieben als die Penaeiden und haben den letzteren gegenüber eine abgekürzte Entwicklung. Die Axiiden sind auf ihrer Organisationsstufe frühzeitig stabil geworden und damit kann auch die Ontogenie wesentlich abgekürzt werden, während bei den anderen, sich von diesem Grundtypus entfernenden, noch wandelbareren Familien eben deshalb die Entwicklung noch vollständiger durchgemacht wird. — Die Axiiden stellen sonach auch unter diesen Gesichtspunkten die primitivste Familie dar, und es ergibt sich damit für die Ausgangsform der Thalassiniden das Vorhandensein

1. einer Antennenschuppe,
2. gut entwickelter Geißeln an den Antennulen,
3. normaler Scheren an den beiden vorderen Pereiopodenpaaren,
4. gut ausgebildeter Abdominalpleuren,

5. einer Diäresis an den Uropoden,
6. der Stylamblysis an den Pleopoden.

Fernerhin fehlte

7. die *linea thalassinica*.

Die entsprechenden negativen Merkmale in den andern Familien sind sekundäre Erwerbungen oder Reduktionen im Lauf der Entwicklung.

Noch wesentlich weniger als bei den Thalassiniden läßt sich über die Entwicklung und Entfaltung der Paguriden aussagen. Die Feststellung, daß sie bis in den Lias zurückgehen, ist fast alles, was sich sagen läßt. Aus der Tatsache, daß nie Karapaxreste gefunden worden sind, kann man schließen, daß die Weichhäutigkeit des Karapax ein primitives, schon den ältesten Vertretern zukommendes Merkmal darstellt. Die sehr festen Scheren, die den gleichen Habitus, wie bei den rezenten Formen besitzen, machen eine gleiche Lebensweise höchst wahrscheinlich, was überdies auch noch dadurch bestätigt wird, daß die fossilen Paguridenschere stets in Riffablagerungen gefunden werden, im Gegensatz zu den Thalassinidenschere, die stets in Sedimenten vorkommen, die auf einen ursprünglich sandig schlammigen Untergrund schließen lassen.

Die Paguriden sind also im Jura vollkommen ausgeprägt und typisch vorhanden, und ebenso die Thalassiniden. Beide Tribus zeigen die gleiche typische Faziesgebundenheit, die wir heute von ihnen kennen und die durch die Organisation und die Lebensweise bedingt ist. Welche Beziehungen bestehen zwischen den beiden Tribus, die uns erlauben, sie zu einer Abteilung zusammenzufassen?

Da die Thalassiniden bei ihrer Lebensweise zu geringeren Modifikationen ihres Körpers gezwungen waren, ist die Annahme erlaubt, daß sie ursprünglichere Verhältnisse bewahrt haben und daher primitiver sind. Das wird auch dadurch bestätigt, daß die Kiemen bei den Thalassiniden noch als Trichobranchien ausgebildet sind, während die Paguriden Phyllobranchien besitzen. Ebenso fehlt den Thalassiniden die Umbildung des hintersten Pereiopodenpaares, die bei den Paguriden vorhanden ist. Dazu kommen noch all die Merkmale, die durch das Verkriechen in Schneckenschalen bedingt sind (die Unsymmetrie des Abdomens, die Reduktion der Uropoden, während bei den Thalassiniden der Schwanzfächer primitiv ausgebildet ist). Auch hinsichtlich der Ontogenie zeigen die Paguriden wesentlich stärkere Abweichungen von dem Normalablauf der onto-

genetischen Entwicklung als die Thalassiniden, schon allein durch die Tatsache, daß bei den Paguriden das Mysisstadium unterdrückt ist. All diesen Tatsachen zufolge wäre an sich eine Ableitung der Paguriden von einem primitiven Thalassinidentypus möglich. Die Tatsache, daß bei den Thalassiniden der äußere Maxillipede nur sechsgliedrig, bei den Paguriden aber noch siebengliedrig ist, braucht nicht dagegen zu sprechen, da ja zweifellos auch die Thalassiniden ursprünglich einen siebengliedrigen äußeren Maxillipeden besaßen. Aber eine derartige Herleitung geht aus diesen Unterschieden nicht unbedingt hervor, da sie ebensogut durch ein verschieden hohes Entwicklungsstadium bedingt sein könnten. Daneben ist aber beiden Tribus ein charakteristisches Merkmal gemeinsam, das allein auf sie beschränkt ist und für eine enge Verwandtschaft spricht; das ist die Umbildung des Karapax: derselbe ist bei den primitiven Thalassiniden (Axiiden) noch einheitlich, wird aber im Laufe der Entwicklung durch Herausbildung der *linea thalassinica* in einzelne Platten zerlegt, die gegeneinander beweglich sind. Genau das gleiche trifft für die Paguriden zu: der Karapax wird in genau übereinstimmender Weise in einzelne gegeneinander bewegliche Platten zerlegt, wobei vor allem auffallend die Übereinstimmung in den cardiacalen und gastraln Regionen ist.

Es besteht sonach zweifellos eine enge Verwandtschaft zwischen Thalassiniden und Paguriden. Und da, wie oben gezeigt, die Thalassiniden sich die primitiveren Züge bewahrt haben, muß die Stammform der beiden Tribus thalassinidenähnlich gewesen sein. Da nun die Stylamblys der Thalassiniden ein Merkmal darstellt, das nicht erst von den Thalassiniden erworben wurde sondern diesem Typus schon von seinen Vorfahren überliefert worden sein muß — das geht eindeutig daraus hervor, daß die Stylamblys bei der für die Thalassiniden charakteristischen Lebensweise funktionslos ist und daher nur bei den primitivsten Formen auftritt, aber rasch im Lauf der Entwicklung rückgebildet wird —, müssen auch die für beide Tribus gemeinsamen Vorfahren eine Stylamblys besessen haben.

Auch die nur geringe Karapaxpanzerung der beiden Tribus ist ein zweifellos primäres Merkmal. Die allgemein übliche Vorstellung, daß bei den Paguriden die Karapaxpanzerung rückgebildet wurde, als Folge davon, daß sie sich in Molluskenschalen verkrochen haben, führt zu unmöglichen Voraussetzungen. Denn es ist nicht wohl möglich, daß gut gepanzerte Formen sich in derartig enge

Schalen wie Dentalien- oder Gastropodenschalen hineinzwängen, ganz abgesehen davon, daß ein starrer Panzer das gar nicht erlauben würde. Aus physiologischen und biologischen Gründen ist die Annahme viel näherliegend, daß die Ausgangsgruppe der Paguriden schon schwach gepanzert war, und erst sekundär aus diesem Grunde sich Schutz in fremden Schalen gesucht hat. Ein derartiger Schutz wird aber naturgemäß für weichhäutige Formen dann notwendig, wenn ein Eingraben in den Untergrund nicht möglich ist; unter

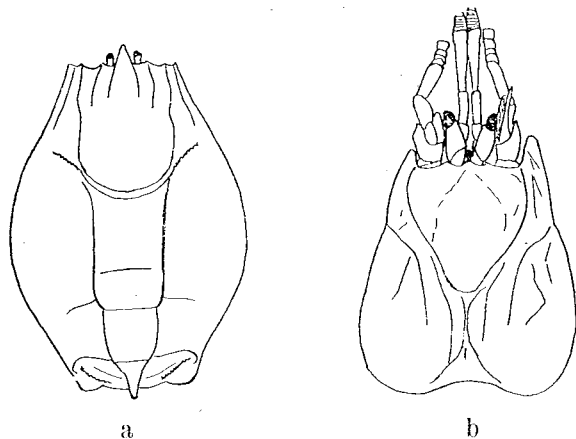


Fig. 47. Karapax von der Dorsalseite: a von *Thalassinia*; b von *Eupagurus*.

normalen Umständen wird eine weichhäutige Form sich durch Eingraben schützen. D. h. also die Thalassiniden zeigen das normale und ursprüngliche Verhalten; die Paguriden stellen eine Abwandlung des Thalassinidentyps dar, die durch festen Untergrund (Riffe!) bedingt ist. Mit andern Worten Thalassiniden und Paguriden sind gewissermaßen verschiedene Faziestypen eines und desselben Grundtypus. Daraus erklärt sich denn sekundär auch die Faziesgebundenheit beider Tribus, nachdem diese Anpassungstypen einmal festgelegt waren.

Was das Verhältnis von Herpocariden zu den Nectocariden betrifft, so bestehen zwei Möglichkeiten, indem entweder die Herpocariden Abkömmlinge der Nectocariden oder umgekehrt die Nectocariden Abkömmlinge der Herpocariden sein können. Die allgemeine Ansicht, nach der die natanten Dekapoden als die primitivsten betrachtet werden und die Eucyphiden sich dementsprechend von Penaeiden herleiten sollen, legt, sofern engere Beziehungen

zwischen beiden Gruppen angenommen werden, die erstere Möglichkeit nahe. Wenn nun die gegenüber den Nectocheliden höhere Differenzierung der Nectocariden (Stylamblysis, Kiemen, Mundgliedmaßen) eine derartige Ableitung der Nectocariden auch möglich erscheinen läßt, so bestehen andererseits eine Reihe von Gründen, die gegen eine solche sprechen.

Das ist zunächst die Entwicklung der Scheren: Die Penaeiden besitzen stets drei Scherenpaare, die auch bei den Abkömmlingen erhalten bleiben (*Stenopidea*, *Erymidae* und *Astacura*). Nur die Sergestiden machen hiervon eine Ausnahme; aber die Reduktion der Scheren geht hier parallel mit weitgehender Reduktion der Pereiopoden überhaupt im Dienste extremer Anpassung. Das Vorhandensein der Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren bei den Penaeiden ist sonach ein ausgesprochen stabiles Merkmal, das selbst bei Anpassung an andere Lebensweise (*Erymidae* und *Astacura*), wo die Funktion der Pereiopoden eine andere wird, nicht verschwindet. In scharfem Gegensatz dazu stehen die Eucyphiden: das dritte Pereiopodenpaar hat nie eine Schere; nur die beiden vorderen Paare haben Scheren oder sind einfach subchelat; schließlich kann sogar auch nur ein Scherenpaar vorhanden sein. Die Eucyphiden verhalten sich sonach in diesem Punkt ebenso variabel als die Tricheliden einförmig, und das, obwohl die natante Lebensweise beiden Gruppen gemeinsam ist, ein Unterschied in der Funktion der Pereiopoden also nicht oder mindestens in geringerem Maße anzunehmen ist, als z. B. zwischen *Penaeidea* und *Astacura*. Eine unmittelbare Herleitung der Eucyphiden von Penaeiden ist demzufolge zum mindesten sehr unwahrscheinlich.

Ähnlich verhalten sich Karapaxform und Ausbildung des Rostrums. Während bei den Penaeiden der Karapax und das Rostrum stets lateral zusammengedrückt ist, zeigen die Palaemonoiden und die unmittelbar daraus hervorgehenden Crangonoiden einen breiteren, mehr zylindrischen, mitunter sogar schwach dorsoventral abgeplatteten Cephalothorax. Das Rostrum ist vielfach ebenfalls dorsoventral abgeplattet und bei den Crangonoiden zu einer breiten kurzen Platte reduziert. Nur die abgeleiteten — mit Exopoditen versehenen — Eucyphidentribus besitzen die laterale Zusammendrückung des Karapax und nähern sich dadurch und durch die Ausbildung des Rostrums mehr dem Penaeidentyp als die primitiven Palaemonoiden. Rein morphologisch können die Penaeiden mit ihrem lateral zusammengedrückten Cephalothorax sonach als Ausgangsgruppe nicht in Frage kommen.

Auch die relative Größe des Karapax dürfte in diesem Zusammenhang von Bedeutung sein. Der Karapax ist nämlich im Verhältnis zur Länge des Abdomens bei den Penaeiden im allgemeinen etwas kürzer als bei den Eucyphiden, bezw. mit andern Worten, das Eucyphiden-Abdomen ist gegenüber dem Penaeiden-Abdomen etwas verkürzt. Diese Verkürzung wäre nicht verständlich, wenn die Eucyphiden unmittelbare Abkömmlinge der Penaeiden wären, da eine solche ja nur als Anpassung an reptante Lebensweise eintreten kann, während bekanntlich die Tendenz, ein möglichst langes Abdomen zu entwickeln, den Natantiern ganz besonders charakteristisch ist.

Schließlich ist hier noch zu erwähnen die Verbreiterung der Abdominalpleuren am zweiten Segment und die Reduktion des ersten Abdominalsegments. Dieses den Eucyphiden so charakteristische, den Penaeiden abgehende Merkmal ist in seiner Bedeutung bisher unter dem Einfluß des Vorurteils, daß die Natantier durchweg die primitivsten Dekapoden seien, nie erkannt worden. Wenn wir bei den Nectocheliden eine

kräftige und normale Entwicklung des ersten Abdominalsegments beobachten und feststellen, daß bei den reptanten Abkömmlingen dasselbe in der Größe stark reduziert wird, wenn wir die gleiche Erscheinung bei den reptanten Palinuren beobachten und in extremer Weise sodann bei den Herpocariden, so geht daraus hervor, daß diese Eigenschaft eine ausgesprochen reptante Anpassungserscheinung darstellt. Diese Umbildung des ersten Abdominalsegments ist ohne weiteres verständlich, wenn wir bedenken, daß bei reptanten Formen das Rückstoßschwimmen von grundsätzlicher Bedeutung wird, wobei eine möglichst große Beweglichkeit des Abdomens gegenüber dem Karapax naturgemäß Voraussetzung ist. Eine solche wird am einfachsten erreicht dadurch, daß eine Größenreduktion des ersten Abdominalsegments an der Grenze von Karapax und Abdomen eine Einschnürung bewirkt (vgl. die Einschnürungen zwischen Kopf, Thorax und Abdomen bei den Insekten).

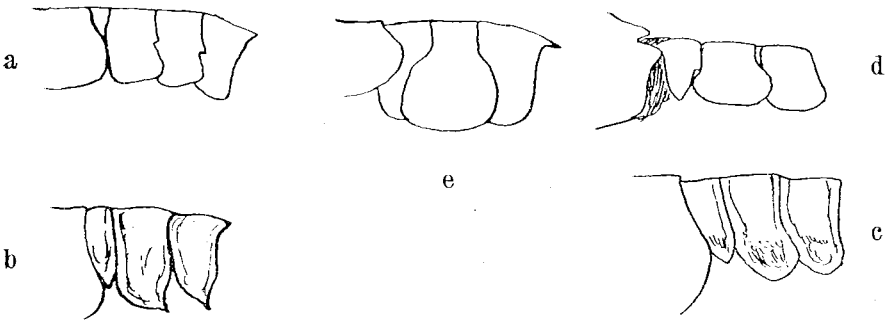


Fig. 48. Karapaxhinterrand und die drei vorderen Abdominalsegmente: a von *Penaeus* (*Penaeidea*); b *Homarus* (*Nephropsidea*); c *Glypheea* (*Glypheidea*); d *Axius* (*Thalassinidea*); e *Hippolyte* (*Eucyphidea*).

Eine derartige Umbildung des ersten Abdominalsegments kann sonach nur bei reptanten Anpassungsformen sich herausbilden. D. h. die Eucyphiden, die sie in ausgeprägter Weise besitzen, können nicht von den Nectocheliden, sondern nur von reptanten Formen abgeleitet werden. Wenn nämlich in dieser Weise differenzierte reptante Dekapoden sekundär wieder natant werden, wie die Eucyphiden, so verliert das Rückstoßschwimmen seine große Bedeutung und das Abdomen muß wieder auf Pleopodenschwimmen umgestellt werden; d. h. es setzt eine Verlängerung des Abdomens ein und die Reduktion des ersten Abdominalsegments muß durch Verbreiterung des zweiten Segments und dessen Pleure wieder wettgemacht werden.

Alle diese Merkmale, die eine Herleitung der Eucyphiden von Penaeiden ausschließen, deuten unmittelbar auf eine Abstammung von reptanten Formen. Da nun in der Ausbildung der Pereiopoden, im Habitus des Karapax, im Vorhandensein der Stylamblys, in der starken Reduktion des ersten Abdominalsegments weitgehende Übereinstimmung mit den Herpocariden herrscht im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Dekapodengruppen, kommen praktisch nur diese als Ausgangsformen in Betracht. Tatsächlich sind nun auch die Thalassiniden, die primitivere

Gruppe der Herpocariden, in jeder Hinsicht primitiver als die Eucyphiden: die Kiemen sind hier noch Trichobranchien, während sie bei den Eucyphiden schon zu Phyllobranchien umgewandelt sind; die Mundgliedmaßen der Eucyphiden sind stark modifiziert im Vergleich zu den Thalassiniden. Auch die Lebensweise bei der Ausgangsgruppe unter den Eucyphiden klingt stark an die der Thalassiniden an: die Palaemonoiden leben ja, wie die Thalassiniden vorwiegend in Schlamm oder Sand eingegraben. Erst die extremer abgewandelten und höher differenzierten Eucyphiden (Pandaloiden, Hoplophoroiden usw.) werden morphologisch und biologisch rein natant pelagische Formen. Auch im Ablauf der

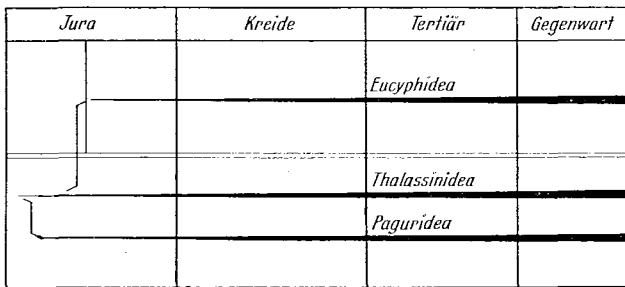


Fig. 49. Entwicklungsschema der *Anomocarida*.

Ontogenie bestehen Anklänge zwischen den beiden Gruppen. Und schließlich entspricht dieser Annahme auch das zeitliche Auftreten: die Herpocariden treten schon vom Lias an auf, während die Nectocariden erst mit dem Malm erscheinen.

Daraus ergibt sich zusammenfassend:

1. Der Grundtypus innerhalb der *Anomocarida* wird durch die primitiven durch Trichobranchien, eine Stylamblys und einen einheitlichen Karapax charakterisierten Thalassiniden dargestellt.

2. Die Weichhäutigkeit des Karapax hat schon auf diesem frühesten Entwicklungsstadium eingesetzt; sie war wahrscheinlich Voraussetzung dazu, daß die Abkömmlinge teils zu natanter Lebensweise übergingen (Nectocheiliden), teils — wenn der Untergrund ein Eingraben nicht gestattete — sich in fremde Schalen verkrochen (Paguriden).

3. Während bei den Thalassiniden die Trichobranchien durchweg erhalten bleiben, bilden sich in beiden, von ihnen ausgehenden Gruppen Phyllobranchien heraus.

4. *Thalassinidea* und *Paguridea*, die beiden benthonisch bleibenden Gruppen zeigen im Lauf der Entwicklung eine charakteristische Zerlegung des Karapax in einzelne gegeneinander bewegliche Platten. Es handelt sich bei beiden Gruppen gewissermaßen nur um Faziesverschiedenheiten.

5. Die Verbreiterung der zweiten Abdominalpleuren bei den Eucyphiden ist Folge der starken Reduktion des ersten Abdominalsegments bei den Herpocariden.

6. Die Hauptentfaltung der Anomocariden ist postjurassisch.

### 3. Unterordnung *Palinura*

Gegenüber den *Trichelida* und *Anomocarida* sind die *Palinura* deutlich schon dadurch unterschieden, daß es sich bei ihnen um primär reptante Formen handelt, die mit der einen Ausnahme der Mecochiriden auch durchweg reptant bleiben. Lebensverhältnisse und Anpassungsrichtungen sind sonach viel gleichartiger. Der Schwerpunkt der Entwicklung dieser Unterordnung liegt durchweg im Mesozoikum; nur Relikte kennen wir aus Tertiär und Gegenwart. Eine so formenreiche Entfaltung, wie sie die Eucyphiden und die Brachyuren zeigen, scheinen sie nie erlebt zu haben. Denn selbst während der Blütezeit der Unterordnung im jüngeren Mesozoikum besteht auffällige Formenarmut.

Von der stratigraphischen Verbreitung der drei Abteilungen ausgehend müssen die ausgestorbenen *Glypheidea* als die primitivste bezeichnet werden, da ihre Hauptentfaltung schon in die Trias fällt. Und innerhalb der *Glypheidea* ist es das Tribus der *Pemphicoidea*, das auf die Trias vollkommen beschränkt, als das primitivste zu betrachten ist. Hierfür sprechen neben dem Alter noch eine ganze Reihe von Merkmalen, so die primitiv differenzierte Oberflächengliederung des Cephalothorax, die ganz einfache beinähnliche Ausbildung des dritten Maxillipeden, der sich nur durch eine etwas geringere Größe von dem ersten Pereiopoden unterscheidet, die Ausbildung des ersten Pereiopoden selber, ohne jegliche Schere oder scherenähnliche Bildung; auch die Antennen, vor allem der Antennenstiel mit seiner breit blattförmigen Schuppe sind ausgesprochen primitiv. Die *Pemphicoidea* sind also eine ganz besonders primitive Dekapodengruppe.

Dem Tribus der *Glypheidea* wurde früher vom Verfasser eine ganz andere systematische Einordnung zu Teil, indem es wegen



des Rostrums von natanten Vorfahren abgeleitet wurde. Nun ist aber — wie die Darstellungen ASSMANNs zeigten — das Rostrum breit und stumpf zugespitzt, wie bei den *Pemphicoidea*, aber abweichend von dem Rostrum natanter Formen (Penaciden und Eucyphiden). Außerdem sprechen die einfachen Klauen an den Pereiopoden gegen Herkunft von Natantiern, bei denen doch immer das eine oder andere Pereiopodenpaar mit Schere versehen ist. Der eindeutigste Hinweis in dieser Richtung wurde aber von GLAESSNER gegeben, indem er nachwies, daß bei Glyphheiden, obwohl keine dorsoventrale Abplattung besteht, der Häutungsprozeß in dorsoventraler Lage vor sich geht, wie bei den *Pemphicoidea*, im Gegensatz zu den Natantiern und deren Abkömmlingen. Diese Übereinstimmung in einem physiologischen Prozeß, für die keine biologische Notwendigkeit besteht, kann nur auf wirkliche Verwandtschaft zurückgeführt werden. In den Mecochiriden machen die *Glyphheidea* noch eine extreme Entwicklung zu Natantier- oder wahrscheinlicher zu Thalassiniden-ähnlicher Anpassung.

Interessant und viel umstritten ist die Stellung der *Eryonidea*. Daß verhältnismäßig enge Verwandtschaft mit den *Scyllaridea* besteht, ist auch in der Zoologie erkannt worden, wo die *Eryonidea* vielfach als Tribus der Abteilung *Scyllaridea* untergeordnet werden. — Was die Entwicklung der *Eryonidea* selber betrifft, so sind sie im vorliegenden Entwurf in vier Familien geteilt, von denen die Tetracheliden als die älteste und auf die Trias beschränkte Familie auch als die primitivste zu betrachten ist. Das breit gerundete Telson und die stark differenzierte Oberflächengliederung stellt sie in Gegensatz zu den übrigen Eryoniden. Die im Lias bis zum Dogger verbreiteten Coleiiden zeigen zahlreiche Vergleichspunkte mit den Tetracheliden, so in der allgemeinen Cephalothoraxform, in der Ausbildung der Orbiten, im Vorhandensein einer Diäresis auf den Uropoden, in dem verbreiterten Ischium des dritten Maxillarfüßes. Auf der andern Seite ist das spitz dreieckige Telson schon das typische Eryonidentelson und die Karapaxgliederung zeigt fortschrittlichen Typus. Die Coleiiden sind sonach, wie zeitlich, so auch phylogenetisch unmittelbar an die Tetracheliden anzuschließen.

Die beiden Familien der Eryoniden und Polycheliden sind im Gegensatz zu den beiden besprochenen Familien durch das Fehlen einer Diäresis charakterisiert. Verfasser hat früher angenommen, daß dieses negative Merkmal ein primitives sei, die

älteren Coleiiden mit der Diäresis also nicht die unmittelbaren Vorfahren der jüngeren *Eryonidea* sein könnten. Gegen diese Annahme spricht nicht allein die Tatsache, daß sämtliche älteren *Eryonidea*, also auch die primitiven Tetracheliden, sondern auch, daß die gesamten primitiveren Reptantier des Mesozoikums eine Diäresis besitzen, dieselbe also ein ganz allgemeines Charaktermerkmal derartiger Formen ist. Da fernerhin die älteren *Eryonidea* durchaus reptantierhafte Züge tragen und zweifellos auch — vgl. unten — von typischen reptanten Makruren abstammen, ist das ursprüngliche Vorhandensein einer Diärese durchaus anzunehmen. Erst im Verlauf der fortschreitenden Anpassung — Aufgabe der *Homarus*-ähnlichen Lebensweise zugunsten einer *Scyllarus*-ähnlichen — wurde die Diäresis funktionslos und konnte also entbehrt werden. Ihr Fehlen beruht also zweifellos auf einer sekundären Entwicklungshemmung, in ganz ähnlicher Weise wie bei den Stenopiden im Gegensatz zu den Penaeiden oder bei den Mecochiriden mit ihrer Thalassiniden-ähnlichen Lebensweise gegenüber den Glypheiden oder bei einem Teil der Thalassiniden gegenüber den Eucyphiden.

Die Polycheliden sind — vom Dogger bis zur Gegenwart verbreitet — die jüngste und langlebigste Familie; sie schließen zeitlich unmittelbar an die Coleiiden an, ebenso morphologisch in ihrer Cephalothoraxform und der Lage der Orbiten. Was sie unterscheidet, ist abgesehen von dem besprochenen Fehlen der Diäresis die Reduktion der Augen, die Verlängerung der Antennengeißeln und die Reduktion der plattigen Verbreiterung am Ischium des dritten Maxillipeden. All diese Merkmale verhalten sich korrelativ zueinander und sind durch die Lebensweise als Schlammbewohner und Schlammfresser bedingt, eine Lebensweise, die schon die Flachseeformen des Jura hatten und die ihnen ermöglichte, ohne wesentliche Umbildungen in die Tiefsee überzugehen. Diese Anpassungsrichtung lag aber in der dorsoventralen Abplattung des Karapax und den verhältnismäßig schwachen Scheren der Coleiiden schon vorgebildet. Die Polycheliden stellen sonach eine unmittelbare Weiterbildung der Coleiiden dar.

Tetracheliden—Coleiiden—Polycheliden bilden also eine gleichsinnige Umbildungsreihe, wobei die drei Familien drei verschiedenen Organisationsstufen entsprechen. Eigenartig verhalten sich dazu die Eryoniden. Der breite, sehr flache Karapax und das Fehlen der Diäresis deutet auf mangelnde Schwimffähigkeit und träge

benthonische Lebensweise. Die wohl entwickelten Augen und die kurzen Antennengeißeln machen jedoch ein Eingraben im Schlamm — entsprechend den Polycheliden — unwahrscheinlich; auch waren die Eryoniden wohl kaum Schlammfresser — das Ischium des dritten Maxillipeden ist plattig verbreitert und hat einen gezähnten Vorder- rand. Die Eryoniden zeigen also eine ähnliche Anpassungstendenz wie die Polycheliden als träg benthonische Formen, aber die Anpassung selber ist eine ganz andersartige. Diese erfährt eine bemerkenswerte Beleuchtung durch den Vergleich mit der *Eryoneicus*-Larve; auch hier ist der Karapax kreisförmig verbreitert und damit die Lage der Augen nach dem Vorderende des einheitlich gebogenen Seitenrandes verschoben, bloß daß der Karapax noch stark gewölbt ist. Unter der Annahme, daß entsprechende *Eryoneicus*-Larven schon den jurassischen *Eryonidea* zukamen — ein Grund gegen diese Annahme besteht nicht — erscheint die Anpassung der *Eryonidae* als unmittelbar aus dem *Eryoneicus*-Stadium hervorgegangen. Die Ontogenie ist abgekürzt, indem schon der *Eryoneicus* benthonisch wird, ehe das eigentliche Endstadium erreicht wird, in dem die Orbita durch den Orbitalstachel vom Seitenrand getrennt wird.

Dieses Ergebnis ist entwicklungsgeschichtlich nicht uninteressant. Die kreisförmige, kugelig gewölbte Form des Karapax der *Eryoneicus*-Larve ist känogenetisch. Der Übergang vom *Eryoneicus*-Stadium zum Imago bei den Polycheliden ist nach BALSS sprunghaft. Dieser sprunghafte Übergang muß ebenfalls sekundär sein, eine Folge der känogenetischen *Eryoneicus*-Larve. Bei den primitiveren Tetracheliden und Coleiiden mit ihrer *Homarus*-ähnlichen, reptanten Lebensweise war der Schnitt zwischen der pelagischen Larve und dem noch viel beweglicheren Imago in biologischer Hinsicht noch weniger scharf. Känogenetische Neubildungen des Mysistadiums fehlten noch ganz, oder waren nur in geringerem Maße vorhanden; so konnte auch morphologisch ein allmählicher Übergang zwischen larvalem und adultem Stadium bestehen, ähnlich wie z. B. bei den Astacuren. Von dem Augenblick an, wo die Eryoniden die beweglichere Reptantierlebensweise zugunsten der träg benthonischen aufgaben, mußte die Beweglichkeit der Larve gesteigert werden, d. h. nunmehr werden känogenetische Neubildungen notwendig: zwischen Larve und Imago bildet sich morphologisch ein scharfer Schnitt. Es ist nun recht bezeichnend, daß auf dem ersten Stadium dieser Entwicklung die Eryoniden auftreten, bei denen das Imago

noch weitgehend die neu erworbenen känogenetischen Züge der Larve trägt; erst allmählich bilden sich die Polycheliden heraus, bei denen im erwachsenen Stadium die larvalen Eigenschaften ganz abgestreift werden. So ist es nicht ausgeschlossen, daß die Eryoniden trotz ihrer andersartigen endgültigen Anpassung das Durchgangsstadium der Polycheliden bilden.

Nach dieser kurzen Skizzierung des Entwicklungsganges der Eryoniden ist auch die Frage nach ihrer Herkunft unschwer zu be-

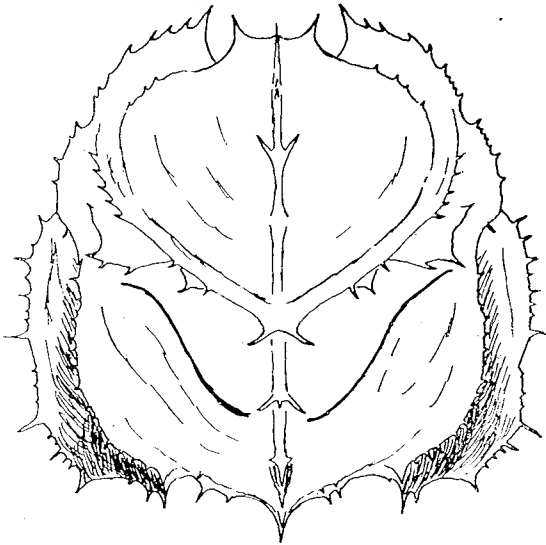


Fig. 50. Dorsalansicht des Karapax von *Eryoneicus* (Eryonidenlarve), rezent (n. BALSS).  
Vgl. Fig. 40a (Karapax von *Cyclocaris*).

antworten. Der Ausgangstypus ist morphologisch und biologisch der Typus *Tetrachela*, d. h. eine Form mit mäßig verbreitertem, dorsoventral abgeplattetem Karapax, kräftigem Skaphozerit, Diäresis und breit gerundetem Telson. Das sind Merkmale, die alle auch für *Pemphix* charakteristisch sind. Auch die stark differenzierte Oberflächengliederung von *Tetrachela* erinnert stark an *Pemphix*, ebenso läßt sich die Vierzahl der Scherenpaare verhältnismäßig gut auf diese Gattung zurückführen, da dort Scheren am zweiten, dritten und vierten Pereiopodenpaar auftreten können. Das zeitliche Auftreten deutet in gleicher Richtung.

Die *Eryonidea* gehen somit auf die *Pemphicoidea* zurück.

Verhältnismäßig klar liegt der Entwicklungsgang in der dritten Abteilung, bei den *Scyllaridea*. Am primitivsten sind zweifellos die reptanten *Palinuridae*, nicht wie Verf. an anderer Stelle annahm, die extrem verbreiterten Scyllariden mit ihrer eigenartig umgebildeten Antennengeißel. Die Palinuriden geben bis in den Lias zurück und sind fossil verhältnismäßig zahlreich bekannt geworden. Die Charaktermerkmale der Abteilung — Fehlen des Skaphozeriten, mangelnde Verkalkung der distalen Schwanzhälfte usw. — scheinen schon den Juraformen zuzukommen. Auch die sehr typische känogenetische *Phyllosoma*-Larve ist im Jura nachgewiesen. Die erst vom Eozän an bekannten Scyllariden sind über die Cancriniden aus den Palinuriden hervorgegangen. Hinsichtlich der Ausbildung der Antennengeißel bilden die Cancriniden eine Zwischenstufe zwischen beiden Familien.

Was die Stellung der *Scyllaridea* zu den beiden andern Abteilungen betrifft, so ist deren engere Verwandtschaft ja allgemein anerkannt, so betont BALSS die Verwandtschaft zwischen *Eryonidea* und *Scyllaridea*, VAN STRAELEN die Beziehungen zwischen *Scyllaridea* und *Glypheidea*. Daß die Scyllariden die höchst differenzierte Gruppe der *Palinura* darstellen, geht aus dem vollständigen Fehlen des Skaphozeriten, aus den Verwachsungen des Antennenstiels und der ganz extrem känogenetisch umgewandelten Larve eindeutig hervor. Was die Herkunft im einzelnen betrifft, so scheiden die hochspezialisierten Eryoniden als Vorfahren natürlich von vornherein aus. Dagegen zeigen die *Glypheoida* die gleich primitive Ausbildung der Pereiopoden und des dritten Maxillipeden; der Antennenstiel ist auffallend ähnlich ausgebildet; der Skaphozerit hat die Tendenz zur Rückbildung. Die Oberflächengliederung zeigt ähnliche Verhältnisse. In beiden Gruppen begegnet die Tendenz, die vor der Nackenfurche befindlichen Höcker in Längsreihen anzuordnen. So ist eine unmittelbare Herleitung der *Scyllaridea* von den *Glypheidea* anzunehmen, und zwar wahrscheinlich von den *Glypheoida*, nicht von den primitiveren *Pemphicoida*.

Bemerkenswert ist, daß, wie bei den *Eryonidea*, so auch bei den *Scyllaridea* — beides ausgesprochen benthonische Formen mit geringer Vagilität, die auf primär benthonische Formen zurückgehen — die Larve stark känogenetisch umgewandelt ist.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes:

1. Der primitive Ausgangstypus sämtlicher *Palinura* ist der mäßig dorsoventral abgeplattete reptante

*Pemphix*-Typus mit kaum differenzierten Maxillipeden und Pereiopoden.

2. Einseitige Betonung der benthonischen Anpassungsrichtung läßt aus den *Pemphicoidea* schon in der Obertrias die *Eryonidea* über die Zwischenstufe der Tetracheliden entstehen.

3. Demgegenüber stellen die *Glypheoidea* eine Weiterbildung der primitiven *Pemphicoidea* unter Festhalten der reptanten Lebensweise dar, wobei die Mecochiriden in Anpassung an Thalassiniden-ähnliche Lebensweise sogar eine natantierhafte Steigerung erfahren.

4. Auch auf der Entwicklungsstufe der *Glypheoidea* jedoch bricht der benthonische Grundtypus der Unterordnung wieder durch

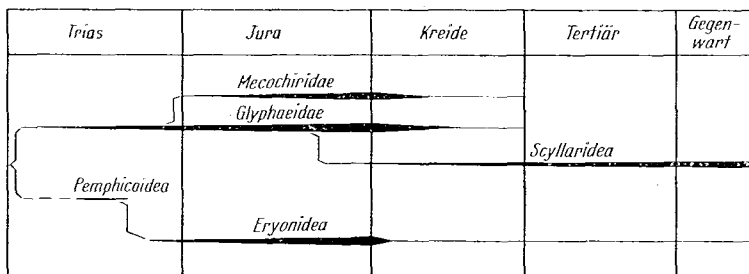


Fig. 51. Entwicklungsschema der *Palinura*.

— *Scyllaridea* — und führt auf der etwas höheren Entwicklungsstufe in der Familie der *Scyllaridae* zu einer iterativen Wiederholung des Eryonidentyps.

5. Entsprechend der träg benthonischen, wenig beweglichen Lebensweise der ganzen hierher gehörigen Gruppen sind die pelagischen Larvenstadien verlängert und stark känogenetisch verändert.

#### 4. Unterordnung *Heterura*

Die *Heterura* stellen neben den *Anomocarida* wohl die formenreichste Unterordnung der Dekapoden dar. Wie bei diesen verläuft ihre Entwicklung in der Hauptsache postjurassisch. Nur die Galatheiden unter den Anomuren und die Dromiaceen unter den Brachyuren sind schon im Jura relativ häufig. Die Hauptentfaltungsperiode fällt jedoch in die Kreide und eine zweite ins Alttertiär. Wenn bei Tricheliden und Palinuren eine im wesentlichen abgeschlossene Entwicklung vorliegt, so kann hier wie bei den Anomocariden die Entwicklung nur bis zum Höhepunkt der Entfaltung,

der in die Gegenwart fällt, verfolgt werden. Während aber bei den Anomocariden die Weichhäutigkeit des Karapax ungünstige Fossilisationsmöglichkeiten schafft, sind diese hier infolge dem durchweg kräftigen Panzer gut, so daß eine weitgehende Klärung der Zusammenhänge unter Berücksichtigung des fossilen Materials möglich ist.

Relativ ungünstig liegen die Verhältnisse für die formenarme Abteilung der Anomuren. Die Galatheiden sind bis in den Jura zurückzuverfolgen. Im Litoral des Jura sind die zu den *Galatheidae* zu stellenden *Galatheitinae* bekannt. Die in der Gegenwart auf die Tiefsee beschränkten, fossil nicht bekannten Chirostyliden und Munidopsinen schließen mit fast vollkommener morphologischer Übereinstimmung an die Galatheitinen an, zeigen aber weitgehende Anpassungen an die Tiefsee — die Chirostyliden sind vor allem in den Kiemen stark umgebildet, während die Munidopsinen durch die Reduktion der Augen stark an Tiefseeverhältnisse angepaßt sind —, so daß die Annahme berechtigt wird, daß beide Gruppen unmittelbar von Galatheitinen abstammen und schon frühzeitig — mit Ende des Jura — in die Tiefsee abgewandert sind. Auch die ins Süßwasser übergegangenen Aegleiden entfernen sich morphologisch nur ganz geringfügig von den Galatheitinen und sind auch in anderer Hinsicht (Kiemen, Antennen usw.) primitiv geblieben. Der Übergang zum Süßwasser dürfte dementsprechend ebenfalls schon auf früher Entwicklungsstufe stattgefunden haben (oberer Jura oder untere Kreide). Nur die Galatheiden selber zeigen eine nennenswerte morphologische Weiterbildung; als Litoralformen gehen ihnen die Tiefseeanpassungen der Chirostyliden und Munidopsinen ab. Für diese ganzen Gruppen ist also — in ähnlicher Weise wie bei den Thalassiniden — ein radiäres Aufspalten nach verschiedenen Anpassungsrichtungen von den primitiven und zentralen Galatheitinae aus wahrscheinlich. Die Stellung der aberranten Porcellaniden zu den übrigen Galatheiden ist unbekannt; feststellen läßt sich nur, daß die Porcellaniden bis in die Kreide zurückgehen.

Gar nichts läßt sich an Hand des fossilen Materials über die Entwicklung und Herkunft der Hippiden aussagen. Die Weichhäutigkeit des Karapax bedingte es, daß fossile Überreste fast ganz fehlen. Das rezente Material macht es wahrscheinlich, daß die Hippiden eine extrem und einseitig differenzierte Seitengruppe der Galatheiden sind.

Sehr viel günstiger als bei den Anomura liegen die Verhältnisse für die wichtige und formenreiche zweite Abteilung, die Brachyuren, deren Entwicklung sich klar verfolgen läßt.

Von den vier als *Dromiomorpha* zusammengefaßten Subtribus sind schon an anderer Stelle die verwandtschaftlichen Verhältnisse des Subtribus der Dromiaceen besprochen. Nur kurz zur Vervollständigung sei wiederholt: Primitivste Organisationsstufe Homolodromiiden und Prosoponiden mit Hauptverbreitung Oberjura. Erste Entfaltungsperiode in der unteren Kreide; es entstehen die Dynomeniden und die Homoliden; zweite Entfaltungsperiode an der Wende von Kreide zu Tertiär: es entstehen die Dromiiden, als letzte, höchst differenzierte und brachyurenähnlichste Dromiaceen. Dynomeniden und Dromiiden, Prosoponiden und Homoliden verhalten sich in vieler Hinsicht iterativ zueinander.

Hinsichtlich der Entwicklung der Oxyrrhynchen liegt leider nur dürftiges Material vor. Die *Hymenosomidae* sind gar nicht, die *Maiidae* und *Parthenopidae* sind vom Eozän an fossil bekannt. Bemerkenswert ist, daß bei den auf das Eozän beschränkten Micromaiinen noch keine Verwachsungen zwischen Epistom und Antennenstiel auftreten; im übrigen ist jedoch die Karapaxform und Ausbildung des Rostrums bei den alttertiären Maiiden schon durchaus charakteristisch; ebenso wie auch bei den alttertiären Resten von Parthenopiden. Beide Familien waren also schon im Eozän getrennt. Die Trennung war allerdings, eben da die Verwachsungen zwischen Antennenstiel und Epistom den Maiiden noch fehlten, keine so durchgreifende, wie in der Gegenwart.

Die Parthenopiden wurden an anderer Stelle vom Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLÉN) von den Oxyrrhynchen getrennt und unmittelbar von Dromiaceen abgeleitet. Diese Ansicht wurde begründet durch die auffallende Ähnlichkeit, die zwischen *Dromiopsis Ubaghsi* FOR. und den eozänen Parthenopiden besteht. Doch ist die systematische Stellung von *Dr. Ubaghsi* noch gänzlich unsicher; es ist nicht ausgeschlossen, daß gar kein *Dromiopsis* sondern ein primitiver Parthenopide vorliegt. Auch kann eine gewisse Ähnlichkeit allein im Karapax nicht allzu schwer wiegen. Abgesehen davon sprechen doch wesentliche Gründe für engere Verwandtschaft mit den Maiiden:

1. die Tatsache der Oberflächengliederung, die ganz auffällige Übereinstimmung zeigt, wenigstens zwischen den eozänen primitiveren Parthenopiden und Maiiden,



2. die Tatsache, daß der aus drei Einzelloben gebildete Supraorbitalrand der Parthenopiden unmittelbar an den dreilobigen Orbitalrand der Mäiden anschließt.
3. Das einfach dreieckige oder dreispitzige Rostrum der Parthenopiden kehrt bei rezenten Tiefseemäiden von primitivem Charakter, z. B. bei *Platymaia* ganz ähnlich wieder. Und wie bei den Mäiden geht auch hier das dreispitzige in ein zweispitziges Rostrum über (*Eumedoninae*).

Dazu kommen schließlich noch weitgehende habituelle Ähnlichkeiten. Die Herleitung der Mäiden und Parthenopiden von einer gemeinsamen Stammform dürfte damit erwiesen sein. Diese läßt sich ungefähr folgendermaßen charakterisieren:

„Karapax länglich oval, nach vorn verschmälert; Panzer sehr kräftig, mit kräftiger Skulptur und deutlicher Gliederung. Rostrum dreieckig oder dreispitzig. Orbiten fehlen. Drei getrennte Stacheln schützen das Auge von oben. Antennenstiel frei beweglich, nicht mit dem Epistom verwachsen. Der Scherenfuß und die vier hinteren Pereiopoden ziemlich gleichartig ausgebildet, schlank und lang.“

Von dieser primitiven Form aus erfolgte die Differenzierung der beiden Familien divergent. Bei den Mäiden verwuchs der Antennenstiel mit dem Epistom, die Orbita verhartete auf primitivem Stadium, ebenso der Scherenfuß, während die übrigen Pereiopoden sich extrem verlängerten. Bei den Parthenopiden blieb der Antennenstiel frei, dagegen erreichte die Orbita frühzeitig eine sehr viel vollständigere Ausbildung. Im Gegensatz zu den übrigen Pereiopoden zeigt der Scherenfuß eine enorme Vergrößerung.

Was die Herkunft dieser ganzen Gruppe betrifft, so wurden a. a. O. vom Verfasser die Corystiden als Vorfahrenformen angesehen. Doch besitzen diese im Gegensatz zu den primitiven Oxyrrhynchen eine wenn auch unvollkommene Orbita. Ein eventuelles Fehlen der Orbita bei den älteren Corystiden — über ihre Vorgeschichte fehlen fast sämtliche Unterlagen — ist freilich nicht ausgeschlossen. Abgesehen davon spricht aber auch die ganze Karapaxform gegen derartige Beziehungen. Gerade die Verschmälерung des Karapax nach vorn, die für die Oxyrrhynchen so charakteristisch ist und in der gleichen Weise auch sämtliche Alttertiärformen charakterisiert — „Dreieckskrabben“ — geht den Corystiden vollkommen ab; dort ist im Gegenteil der Karapax nach vorn etwas breiter. Die Corystiden sind sonach aus der Vorfahrenreihe auszuschließen. Das gleiche gilt für *Cancriformia* und *Xanthimorpha* mit ihren

wohl entwickelten Orbiten und für Ocypodoiden mit ihrem vier-eckigen Karapax. Es bleiben sonach die Dromiaceen. Innerhalb dieser sind die Dynomeniden und Dromiiden mit ihren wohl entwickelten Orbiten und ihrem Krabbenhabitus, sowie dem kurzen, vorn verbreiterten Karapax auszuscheiden. So bleibt nur noch die Möglichkeit einer Ableitung von Prosoḗponiden oder Homoliden, bzw. da die Prosoḗponiden auf einer zu niederen Organisationsstufe stehen, um unmittelbare Vorfahren sein zu können, von Homoliden. Diese haben mit den Oxyrrhynchen gemeinsam:

1. das zweispitzige Rostrum,
2. das Fehlen der Orbiten,
3. eine ganz auffällig ähnliche Entwicklungstendenz, die stark auf innere Verwandtschaft hindeutet: so besitzen beide Gruppen die Tendenz die vordere Karapaxhälfte zu verschmälern und lang nach vorn auszuziehen; in beiden Gruppen bilden sich zum Schutz der langgestielten Augen kräftige Supraocularornen usw.

Unterschiede bestehen nur insofern als die Homoliden auf dem Dromiaceenstadium stehen, also eine primitivere Organisationsstufe verkörpern. So bestehen keinerlei Schwierigkeiten, die Oxyrrhynchen unmittelbar von Homoliden abzuleiten.

Innerhalb der Ocypodoiden zeigen *Mictyridae* und *Ocypodidae* zahlreiche gemeinsame Züge gegenüber den Retroplumiden. Wodurch sich die beiden ersteren prinzipiell unterscheiden, das ist die fehlende Orbitalrinne und die andere Atemwassereinflußöffnung der Mictyriden, die hierin zweifellos aberrant sind. Die Frage nach der Entwicklung innerhalb der Ocypodoiden kommt sonach im wesentlichen auf einen Vergleich zwischen Retroplumiden einer- und Ocypodiden-Mictyriden anderseits heraus. Welche der beiden Gruppen ist die primitivere? Die Unterschiede liegen

1. in den reduzierten Augen der Retroplumiden im Gegensatz zu den kräftig entwickelten der Ocypodiden und Mictyriden,
2. im Fehlen der Antennulargruben bei den Retroplumiden,
3. in der beinförmigen Ausbildung der äußeren Maxillipeden bei Retroplumiden,
4. in den kräftigen, nicht eingefalteten Antennulen der Retroplumiden,
5. in der Reduktion des fünften Pereiopoden bei Retroplumiden.

Von diesen Punkten ist der erste unmittelbar aus der Lebensweise zu verstehen; die Retroplumiden sind ja Tiefseeformen! In Punkt 5 sind die Retroplumiden besonders differenziert, während sie sich in den Punkten 2, 3 und 4 primitiver verhalten. Zwar zeigen die Eryoniden, daß unter Umständen der dritte Maxilliped von einer ursprünglich differenzierten Form sich zu einfacher Beinform reduzieren kann; für eine derartige Reduktion könnte im vorliegenden Fall das breite Mundfeld der Retroplumiden sprechen. Ebenso könnten die kräftig entwickelten Antennulen als in Korrelation mit der Reduktion der Augen entstanden erklärt werden und hieraus schließlich auch das Verschwinden der Antennulargruben. Mit andern Worten: die Retroplumiden könnten als Anpassung an die Tiefsee von den Ocypodiden aus gedeutet werden.

Dagegen spricht:

1. die allgemeine Erfahrung, daß, wo nahe verwandte Gruppen in der Tiefsee und im Litoral verbreitet sind, die Tiefseeformen — abgesehen von speziellen Tiefseeanpassungen — die primitiveren und ursprünglicheren sind (vgl. bei den Dromiaceen, den Galatheiden, Geryoniden-Goneplaciden usw.).

2. die Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen. Diese liegen nämlich bei den Retroplumiden in der ursprünglichen koxalen Lage, sind nur infolge des breiten Sternums mit einer auf das Sternum sich legenden Röhre bis dahin verlängert, während bei den Ocypodiden die männlichen Geschlechtsöffnungen sternal liegen. Eine Rückwärtsentwicklung infolge Tiefseeanpassung ist in diesem Punkt vollkommen ausgeschlossen.

3. das geologische Alter, indem die Retroplumiden schon aus der oberen Kreide bekannt sind, während die Ocypodiden erst im Alttertiär auftreten.

Die ältesten, schon in der Kreide verbreiteten Ocypodoiden sind also charakterisiert durch koxale Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen, kräftige Antennulen und Fehlen der Antennulargruben, sowie das Fehlen echter Orbiten. Daß diesen Merkmalen zufolge Xanthoiden, Cancroiden usw. als Stammformen für die Ocypodoiden ausscheiden, daß diese vielmehr nur bei primitiven Dromiaceen und zwar speziell bei Prosoponiden von *Coelopus*-ähnlichem Habitus gesucht werden können, daß überdies in *Mitracites* aus dem Gault eine morphologisch und zeitlich vermittelnde Form bekannt ist, wurde schon an anderer Stelle (LÖRENTHEY-BEURLIN 1929) gezeigt.

Auch hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der *Cancriformia* kann im wesentlichen auf die früheren Ausführungen a. a. O. verwiesen werden. In einigen Punkten bedarf die damalige Darstellung jedoch geringer Modifikationen. Diese betreffen:

1. die Stellung der Lobocarciniden. Wegen des paarig gezähnten Rostrums wurde diese Familie damals den Xanthoiden zugerechnet. Das war zweifellos eine Überschätzung dieses einen Merkmals. Der Gesamthabitus, insbesondere der lobulierte Vorderseitenrand, Antennen- und Mundfeld zeigen so viele Ähnlichkeiten mit den Cancroiden und stehen innerhalb der Xanthoiden so isoliert, daß Verwandtschaft mit den Cancroiden angenommen werden muß. Das paarig entwickelte Rostrum ist durch die starke Breitenentwicklung ohne weiteres verständlich. Sämtliche Merkmale deuten auf Herleitung von Atelecycliden. Die Cancriden sind in mancher Hinsicht (Rostrum, Lage der Antennulen, Fehlen der Auswüchse am Hinterende des Hinterseitenrandes) primitiver als die Lobocarciniden und schließen enger an die Atelecycliden an, so daß eine Herleitung der jungtertiären Cancriden von den alttertiären Lobocarciniden nicht in Frage kommt. Beide Familien verhalten sich also iterativ zueinander.

2. die Herkunft der Atelecycliden. Diese wurden a. a. O. von Dynomeniden abgeleitet. Dagegen spricht jedoch die Ausbildung der Orbita. Bei den Dynomeniden ist der Supraorbitalrand einheitlich und somit eine vollständige Orbita vorhanden, während die Atelecycliden eine nur unvollständige Orbita besitzen. Damit, wie auch in den übrigen Merkmalen schließen sich die letzteren unmittelbar an die Corystiden an, die sich nur durch den noch mehr langgestreckten Karapax, sowie den weniger scharf ausgebildeten Seitenrand unterscheiden. Es sind also nicht die Dynomeniden, sondern die Corystiden als die Vorstufe der Atelecycliden zu betrachten.

Die Corystiden sind also als primitivste Stufe den Cancroiden zuzureihen, während die Oxyrrhynchen unmittelbar aus Homoliden hervorgegangen sind. Damit verschiebt sich auch die Frage nach der Beziehung zwischen *Cancriforma* und *Dromiacea*. Dynomeniden, wie Dromiiden scheiden mit ihrem verkürzten und verbreiterten Cephalothorax und den wohlentwickelten Orbiten aus der Vor-

fahrenreihe aus. Es kommen nur Homoliden oder Homolodromiiden in Betracht, wobei eine sichere Entscheidung vorläufig nicht möglich ist. Da die größte Karapaxbreite nach vorn liegt, dürfte mehr Wahrscheinlichkeit für die Homolodromiiden als die Homoliden bestehen.

Die vier Subtribus der *Dromiomorpha* bilden sonach eine wohlumschriebene Einheit. Die primitivste Stufe wird durch die langgestreckten Prosoptoniden, Homolodromiiden und Homoliden, denen eine eigentliche Orbita und ein deutlicher Seitenrand noch abgeht und wo die Augentiele noch über den Antennulen inserieren, gebildet. Brachyure Typen werden von hier aus auf den verschiedensten Wegen hervorgebracht, einmal in den Dynomeniden und Dromiiden, die noch auf dem Dromiaceenstadium verharren, da eine Antennulargrube noch nicht gebildet wird. Weitere Umbildungsfähigkeit zu echten Brachyuren scheint diesen spezialisierten brachyuroiden Dromiaceentypen abzugehen. Denn Ocypodoiden, Oxyrrhynchen und Cancroiden schließen unmittelbar an die primitiveren Gruppen an.

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der *Xanthimorpha*, und zwar beider hierher gehöriger Subtribus, wurden schon an anderer Stelle ausführlich diskutiert (LÖRENTHEY-BEURLIN 1929 und BEURLIN 1930), so daß hier eine Hervorhebung der wichtigsten Grundzüge genügt und nur für einige wenige Punkte, in denen die obige Darstellung von meiner früheren abweicht, eine Begründung notwendig ist. Das betrifft vor allem das neu geschaffene Subtribus der *Portunoidea*, das im Gegensatz zu früher mit den Xanthoiden vereinigt wurde.

Wenn die Portuniden a. a. O. vom Verfasser mit den Cancriden in Beziehung gebracht wurden, so ging er dabei vor allem von der zoologischen Annahme aus, daß die Carcininen die primitivsten Vertreter der Portuniden seien, und diese scheinen ja tatsächlich an Cancriden-ähnliche Typen anzuschließen. Aber wie in so vielen Fällen hat sich doch auch hier wieder gezeigt, daß eine Rückwärtsprojizierung von den Verhältnissen der Gegenwart aus ein unrichtiges Bild ergibt. Tatsächlich treten nämlich im Alttertiär die Carcininen sehr stark zurück, während die Lupinen und die auf das Alttertiär beschränkten Psammocarcininen vorherrschen. Das deutet darauf hin, daß die Psammocarcininen die primitivsten Portuniden sind, und diese Unterfamilie zeigt, wie die hier an-

schließenden Lupinen und Portuninen in dem median geteilten Rostralrand die gleichen Verhältnisse, wie die Xanthoiden. Dazu kommt noch die Tatsache, daß bei dem ältesten fossilen Portunoidentypus, bei *Carcineretes*, diese xanthoiden Züge noch ausgeprägter vorhanden sind. Dieser Befund spricht sehr stark gegen eine Herleitung der Portunoiden von *Cancriformia*. Wenn nun weiterhin unter den rezenten Portuniden die auf die Tiefsee beschränkte Gattung *Benthochascon* — daß die Tiefsee im allgemeinen primi-

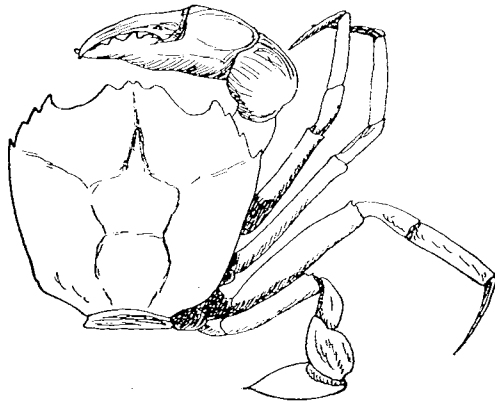


Fig. 52. *Portunoidea*, *Benthochascon*, Habitusbild, rezent (n. DOFLEIN). Vgl. auch Fig. 22 (*Carcineretes*).

tive Formen beherbergt, ist schon a. a. O. gezeigt worden — ausgesprochen Xanthiden-ähnlich ist, so wird dadurch diese Annahme noch weiter gestützt.

Über diese an sich schon eindeutigen Befunde hinaus ist aber noch festzustellen, daß die Zähnelung des Vorderseitenrandes bei den Portunoiden große Ähnlichkeiten mit der bei primitiven Xanthoiden zeigt, nicht aber vergleichbar ist mit Dromiomorphen, ebenso in der Mund- und Antennenregion. Auf die charakteristische Ausbildung der Magenregion bei Xanthoiden und Portunoiden im Gegensatz zu den Dromiomorphen ist oben schon hingewiesen worden.

Aus all diesen Tatsachen ist nur ein Schluß möglich, nämlich daß die Portunoiden nicht zu den *Cancriformia* gehören, daß vielmehr enge Beziehungen zu den Xanthoiden bestehen, in der Art, daß Portunoiden und Xanthoiden verschiedenartige Anpassungsrichtungen von einem gemein-

samen Grundtypus aus sind, der ungefähr *Panopeus*-ähnlich (also Menippinen- oder Xanthinen-ähnlich) gewesen sein muß.

Innerhalb der Xanthoiden sind die Xanthiden die primitivste Familie und innerhalb der Xanthiden wieder die Menippinen und Xanthinen, die bis zum Cenoman zurückgehen, also nur wenig älter sind als die Portunoiden. Die Aufspaltung in die beiden Subtribus erfolgte schon sehr frühzeitig. Durch verschiedenartige Differenzierung, vorwiegend jedoch als mehr oder weniger ausgesprochene Riffornen, entwickeln sich im Lauf des Tertiärs hier-

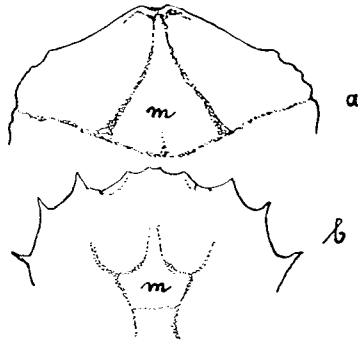


Fig. 53. Vorderer Teil des Karapax mit der Mesogastralregion (m): a von einem Dromiomorphen (*Dromiopsis*); b von einem Xanthimorphen (*Geryon*).

aus die übrigen Unterfamilien. Als Anpassung an andere Fazies, nämlich schlammig sandigen Untergrund, bilden sich aus den Menippinen in der Oberkreide, die mit diesen durch Übergänge verbundenen und ungefähr auf gleicher Organisationsstufe stehenden Geryoniden heraus, deren Blütezeit in das ältere Tertiär fällt. Auch diese Anpassungsrichtung zeigt im Alttertiär eine reiche Aufspaltung:

1. *Goneplacidae*. Nach ihrer Organisation und ihrem geologischen Auftreten sind die Pseudorhombilinen die primitivsten Vertreter; die hierher gehörigen Alttertiärgattungen *Plagiolophus*, *Branchioplax* u. a. deuten in jeder Hinsicht auf engste Beziehungen zu den Geryoniden. Die Pinnotheriden sind eine aberrante Weiterbildung der Goneplaciden.

2. *Grapsidae*. Die große Seltenheit fossiler Grapsiden dürfte durch den Lebensraum — Strandbewohner, daher ungünstige Fossilisationsbedingungen — bedingt sein. Die Tendenz zur Vergrößerung der Orbita, die offene Orbitalspalte, die Ausbildung der

Pereiopoden, der viereckige Karapax deutet auf Herkunft von Geryoniden, während den Xanthiden ganz anderartige Entwicklungstendenzen zukommen. Die Gecarciniden sind eine extreme Weiterbildung des Anpassungstyps der Grapsiden.

3. *Potamonidae*. Entsprechend der koxalen Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen scheidet die Goneplaciden, Pinnotheriden, Grapsiden und Gecarciniden als Stammformen aus. In Betracht kommen Xanthiden und Geryoniden. Da fossile Formen sehr selten sind und erst vom Jungtertiär an — dann aber schon vollkommen typisch auftreten, ist eine sichere Entscheidung der Herkunft schwer. Da jedoch morphologisch und biologisch stärkere Anklänge an Geryoniden bestehen — beschrieb ja doch DOFLEIN sogar *Geryon* als Potamoniden! — dürfte die Herleitung von Geryoniden mehr Wahrscheinlichkeit besitzen\*).

Interessant ist die Frage nach der Herkunft der *Xanthimorpha*. Im allgemeinen gelten die in dieser Abteilung zusammengeschlossenen Familien als die höchststehenden Brachyuren und werden daher an Cancriden oder ähnliche Formen angeschlossen. Während jedoch die *Cancriformia* nur bis in die oberste Kreide zurückgehen und ihre eigentliche Entwicklung, wie die Oxyrrhynchen erst im Tertiär durchmachen, gehen die *Xanthoidea* ziemlich formenreich in die Oberkreide zurück und lassen sich eindeutig bis ins Cenoman verfolgen. Es besteht kein Grund, diesen Befund durch den Hinweis auf die Zufälligkeiten der Überlieferung abzutun, zudem die *Cancriformia* in der Oberkreide noch auf sehr primitiver, Dromiaceen-ähnlicher Organisationsstufe stehen, während die Xanthiden schon in der Unterkreide ausgesprochen typisch ausgebildet sind. Die *Xanthimorpha* können also entweder von unterkretazischen Dromiaceen oder unmittelbar von einer makruren Stammgruppe abgeleitet werden.

Aus diesen Überlegungen heraus wurden seinerzeit vom Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLEN 1929) die Eryoniden als makrure Vorfahrengruppe der *Xanthoidea* betrachtet, da hinsichtlich der Lage der Augen im Verhältnis zu den Antennen, der Ausbildung der Orbita, des Stirnrandes, des scharfen und gezähnten Seitenrandes weitgehende Übereinstimmung besteht. Andererseits fehlt den Eryoniden freilich der Exopodit am äußeren

---

\*) Nur kurz sei darauf hingewiesen, daß die Potamoniden, die doch offenbar erst junger Entstehung sind — die Süßwasserablagerungen des Alttertiär haben keine Potamoniden geliefert — wahrscheinlich polyphyletischer Entstehung sind und die Ähnlichkeiten nur durch Konvergenz infolge der gleichartigen Lebensbedingungen im Süßwasser bedingt sind. Hat ja doch BALSS neuerdings (1929) auf die Polyphyly einiger Unterfamilien der Potamoniden mit Recht aufmerksam machen können.



Maxillipeden. Da dieser aber ontogenetisch noch angelegt wird und der Übergang zwischen makrurem und brachyurem Stadium ein metakinetischer Vorgang gewesen sein kann, d. h. ohne Vorhandensein adulter Zwischenstadien, kann dieser Unterschied als solcher nicht allzu schwer wiegen. Wesentlicher schon sind die grundsätzlichen Unterschiede in der Ontogenie der *Eryonidea* und *Xanthoidea*. So sind auf dem ersten larvalen Stadium bei den Eryoniden die beiden ersten Pereiopoden wohlentwickelt und mit Scheren versehen, während bei den *Xanthoidea* auf dem ersten Stadium, wie bei den übrigen Brachyuren die Pereiopoden überhaupt noch fehlen; Scheren werden erst wesentlich später und dann nur am ersten Paar entwickelt. Ferner machen die Eryoniden ein Mysis-Stadium durch, während bei den Xanthoiden an den Pereiopoden keine Exopoditen mehr angelegt werden. Nun haben sich ja zweifellos die Brachyuren hierin ursprünglich primitiver verhalten, indem die Pereiopoden noch als Spaltfüße angelegt wurden (*Dromia*!) und auch die jurassischen Eryoniden waren hinsichtlich ihrer Ontogenie noch primitiver (vgl. oben). Aber doch ist die Übereinstimmung in der Ontogenie zwischen *Dromiomorpha* und *Xanthimorpha* eine so große, daß gemeinsame Herkunft wahrscheinlich wird, während die frühzeitig stabil werdenden Eryoniden mit ihrer ganz abweichenden Ontogenie als Stammform nicht in Frage kommen können. Die xanthoiden Merkmale der Eryoniden sind als Konvergenzen zu betrachten (bedingt durch die starke Verbreiterung und dorso-ventrale Abplattung des Karapax); und bezeichnenderweise treten die gleichen xanthoiden Merkmale auch — wenngleich weniger extrem — bei den Scyllariden auf.

Was die sonach anzunehmenden Beziehungen zwischen den ältesten und primitivsten Xanthimorphen und den unterkretazischen Dromiomorphen betrifft, so sind hier tatsächlich Formen bekannt geworden, die eine vermittelnde Stellung einnehmen, das sind vor allem die aus dem Gault stammenden Gattungen *Etyus* und *Xanthosia*. Diese beiden Gattungen sind hier im Gegensatz zu der früheren Darstellung des Verfassers (LÖRENTHEY-BEURLIN 1929) zu den Dynomeniden gestellt worden, wie das auch GLAESSNER vorgeschlagen hat. Für *Etyus* ist eine solche Zureihung zweifelsfrei, wie die einfach dreieckige Stirn schon zeigt. Auch die Regionengliederung, insbesondere die Ausbildung der dreieckigen Mesogastralregion stimmt mit den Dromiomorphen überein. Auf der andern Seite bestehen jedoch auch deutliche Anklänge an die primitiven Xanthimorphen. Diese sind noch gesteigert bei *Xanthosia* — schon dieser von BELL eingeführte Name bringt das zum Ausdruck, ebenso die Tatsache, daß *Xanthosia Fischeri* M. EDW. von A. MILNE EDWARDS zu *Xantho* gestellt wurde —. Wenn auf der einen Seite die Karapaxgliederung fast vollkommen mit *Etyus* übereinstimmt, so ist auf der andern Seite der Rostralrand durchaus in xanthoider Art entwickelt, nämlich breit und median geteilt. *Xanthosia* müßte dementsprechend eigentlich schon als Xanthide bezeichnet werden. Auch die im Oberjura verbreitete Dynomenidengattung *Cyclothyreus* zeigt, wie a. a. O. gezeigt wurde, eine

sehr auffällige Annäherung an den xanthoiden Typus. Leider sind Antennar- und Mundregion dieser Gattung nicht bekannt.

Sichere Schlüsse sind aus diesen Befunden naturgemäß vorläufig nicht aufzubauen. Es müßte die Mund- und Antennarregion der in Frage stehenden Gattungen gründlich neu untersucht werden. Immerhin ergibt sich, daß die primitiven unterkretazischen Dynomeniden und die ältesten Xanthimorphen morphologisch unmittelbar aneinander anschließen, woraus gefolgert werden kann, daß die Xanthimorphen schon in der Unterkreide über Dynomeniden aus Dromiomorphen sich entwickelt haben.

Sehr klar und eindeutig ist schließlich die dritte Abteilung der Brachyuren, die *Oxystomata*, durch die oxystome Mundbildung umschrieben. Das Tribus der *Gymnopleura* hat seine Hauptentfaltung schon in der Kreide und dem Alttertiär. Sowohl durch die geologische Verbreitung, wie auch durch das primitivere, weniger reduzierte Sternum weist sich die Familie der *Raninellidae* als die primitivere aus. Die Entwicklung ist eine sehr charakteristische: die länglich ovale Karapaxform bleibt erhalten; dagegen zeigt der Vorderrand eine fortschreitende Differenzierung und das Sternum eine fortschreitende Reduktion. Die ursprünglich deutliche Karapaxgliederung verschwindet nahezu vollkommen. Die in beiden Geschlechtern koxale Lage der Geschlechtsöffnungen, das nur unvollständig eingeschlagene Abdomen und die sehr charakteristischen, aber primitiven Scheren — der Propodus ist nicht zu einem eigentlichen Scherenfinger verlängert, sondern einfach distal verbreitert und der Dactylus wird dagegen eingeklappt — stellen die Gymnopleuren auf eine durchweg niedrige Organisationsstufe.

Demgegenüber zeigen die *Calappoidea* mehr brachyuren Habitus. Als die primitivsten Vertreter dieses Tribus gelten meist die Dorippiden, die durch die subdorsale Lage des letzten oder der beiden hinteren Pereiopoden an gewisse Dromiaceen erinnern und an solche anschließen sollen. Auch die in beiden Geschlechtern koxale Lage der Geschlechtsöffnungen wird für diese Annahme ausgewertet. Dem steht gegenüber, daß die Dorippiden fossil erst vom Eozän an auftreten, während die Callappiden schon vom Gault an eine reiche Entwicklung aufweisen. Bei diesen letzteren sind die Pereiopoden normal entwickelt; das gleiche gilt wohl auch für die primitiveren Gymnopleuren (Raninelliden), während die jüngeren

Vertreter derselben ebenfalls subdorsale Lage des letzten Pereiopoden zeigen. Die Umbildung und subdorsale Lage der hinteren Pereiopoden dürfte daher auch bei den Dorippiden erst sekundär und unabhängig entstanden sein.

Die ältesten Vertreter der *Calappoida* sind die Calappiden, mit der im Gault formenreich vertretenen Gattung *Necrocarcinus*. In Oberflächengliederung und Skulptur zeigt diese Gattung weitgehende Ähnlichkeiten mit den gleichzeitigen Raninelliden (z. B. *Notopocorystes*). Die vorhandenen Unterschiede im Karapax sind einzig durch die stärkere Verkürzung desselben bei *Necrocarcinus* bedingt. Bei den rezenten Calappiden sind die weiblichen Geschlechtsöffnungen sternal und das Abdomen ist fest unter das Sternum geschlagen. Ob das auch für *Necrocarcinus* gilt, ist durchaus zweifelhaft, ja unwahrscheinlich. Das Abdomen ist zwar nicht bekannt, aber gerade diese Tatsache, daß es nie mit dem Karapax zusammen erhalten ist, deutet darauf hin, daß es nicht fest eingeschlagen war. Auch die noch ursprünglichere, koxale Lage der weiblichen Geschlechtsöffnungen — entsprechend dem Verhalten der Gymnopleuren — ist wahrscheinlich. Die Schere zeigt bei *Necrocarcinus* bemerkenswerterweise den gleich primitiven Habitus, wie bei den Gymnopleuren.

Was trotzdem gegen eine Herleitung der Calappiden von Gymnopleuren spricht, das ist die Ausbildung des Sternums. Schon die primitivsten Gymnopleuren besitzen die charakteristische Ausgestaltung der vorderen Sternalsegmente. Leider ist bei *Necrocarcinus* auch das Sternum nicht bekannt. Aber von den rezenten Calappiden aus geschlossen, war dasselbe auch bei *Necrocarcinus* normal einfach entwickelt. So wird es wahrscheinlicher, daß die Calappiden zwar nicht unmittelbar aus Gymnopleuren hervorgegangen sind, daß aber doch beide Gruppen durch eine gemeinsame Stammform miteinander verknüpft sind. Die Annäherung zwischen den unterkretacischen Gymnopleuren und *Necrocarcinus*, die typisch oxystome Mundbildung läßt kaum eine andere Möglichkeit zu. Während nun die Gymnopleuren in vieler Hinsicht primitiv bleiben — wurden sie ja doch vielfach den Anomuren zugerechnet, denen sie auch ihrer Organisationsstufe nach weitgehend entsprechen —, werden die Calappiden schon in *Necrocarcinus* brachyroid. Und diese brachyroide Entwicklungsgruppe zeigt im Gegensatz zu den Gymnopleuren eine sehr reiche Entfaltung.

Die Dakoticaneriden dürften wohl in die nächste Nähe von *Necrocarcinus* gehören, nicht zu den Dromiaceen. Doch sind eingehendere Untersuchungen hierüber abzuwarten.

Daß die Dorippiden nicht als primitiv anzusehen sind, wurde schon kurz erwähnt. Der älteste Vertreter der Familie — *Goniochele* aus dem Eozän — hat zwar schon subdorsal verlagerte, hintere Pereiopoden und klingt auch sonst stark an rezente Dorippiden an; auf der andern Seite schließt diese Gattung aber unmittelbar an gewisse „*Necrocarcinus*“-Formen an, so z. B. an „*Necr.*“ *Hannae* RATHB. Noch engere Beziehungen dürften zu *Orithopsis* aus dem Gault bestehen. Bezeichnenderweise zeigen die Scheren von *Goniochele* auch noch den Typus der *Necrocarcinus*-Schere, im Gegensatz zu den rezenten Dorippiden. So läßt sich morphologisch die Abspaltung der Dorippiden von Calappiden recht gut verfolgen, trotz dem nicht reichlichen, vorliegenden Material. Die noch koxale Lage der Geschlechtsöffnungen und das unterkretacische Alter der Gattung *Orithopsis* deutet an, daß die Dorippiden sich frühzeitig schon abgespalten haben.

Die höchste Differenzierung erreichen die Oxystomen in den erst mit dem Tertiär erscheinenden Leucosiiden. Das geringe fossile Material erlaubt leider keine Klärung der Entwicklung innerhalb der heute sehr formenreichen Familie. Die starken morphologischen Anklänge der Leucosiiden an die alttertiäre Gattung *Calappilia* macht Herkunft von Calappiden sehr wahrscheinlich.

Was die Herkunft der Oxystomen betrifft, so sind hier in erster Linie die Gymnopleuren und *Necrocarcinus* als die primitivsten und ältesten Vertreter zu berücksichtigen. BOURNE hat die Gymnopleuren unmittelbar von Astacuren abgeleitet, ohne den Umweg über die Dromiaceen, eine Ansicht, die VAN STRAELEN übernommen hat, während Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLÉN) eine Herleitung von Anomuren (*Hippidea*) annehmen wollte. Sicher ist, daß *Xanthimorpha*, *Cancriforma* usw. entsprechend dem andersartigen Mundrahmen, der vielfach koxalen Lage der Geschlechtsöffnungen und dem hohen Alter der Oxystomen von vornherein auszuschließen haben. In Frage kommen entweder primitive Dromiaceen (Prosoponiden) oder unmittelbar makrure Formen. Unter den makruren Formen haben die *Trichelida* mit ihren hoch entwickelten Scherenfüßen von vornherein auszuschließen, ebenso die stark differenzierten Eryoniden und Scyllariden. Den *Pemphicoida*

gegenüber fehlen zeitliche und morphologische Zwischenglieder. Es bleiben sonach nur die *Anomocarida*, die ja in den *Lithodidae* (*Paguridea*) die Tendenz zur Brachyurenbildung erkennen lassen. Doch läßt die Ausbildung der Scheren, des Sternums und die abweichende Oberflächengliederung das sehr wenig wahrscheinlich sein. So kommen praktisch nur die Prosoponiden oder die Homolodromiiden in Frage. Und tatsächlich besteht kein Grund, der eine derartige Herleitung unmöglich machen würde; im Gegenteil rein morphologisch wie zeitlich schließen die unterkreatacischen Raninelliden unmittelbar an Prosoponiden an.

Die Brachyuren stellen somit eine vollkommen einheitliche, monophyletische Gruppe dar — im Gegensatz zu den verschiedenen Versuchen der letzten Jahre (BOURNE, VAN STRAELEN und der Verfasser), die Brachyuren als polyphyletisch zu betrachten —, deren primitivste Vertreter durch die Homolodromiiden und Prosoponiden im Jura dargestellt sind, die also gleichzeitig mit den Anomuren (*Galatheites*, *Palaeomunidopsis*) auftreten. Zwischen diesen ältesten Vertretern der beiden Abteilungen bestehen nun zahlreiche grundsätzliche Übereinstimmungen, die durch die weitere Entwicklung, die in vielen Punkten parallel verläuft, noch vermehrt werden. So ist gemeinsam der Grundtypus der Karapaxgliederung, die Herausbildung eines scharfen Seitenrandes, die Entwicklung eines kräftigen Sternums, die Tendenz, das Abdomen unter das Sternum zu klappen; weiterhin zeigen Mund- und Antennarregion weitgehende Übereinstimmungen, die Ontogenie verläuft fast vollkommen gleichartig; die Kiemen zeigen übereinstimmende Entwicklung usw. Anomuren und Brachyuren sind sonach zweifellos nahe miteinander verwandt; ihr gleichzeitiges Auftreten zeigt, daß sie sich durch verschiedenartige Differenzierung von einer gemeinsamen Stamform aus entwickelt haben. Dabei stellen die Anomuren die Gruppe dar, die offensichtlich auf primitivem Entwicklungsstadium stehen geblieben ist, während die eigentlich sich weiterbildende Gruppe die Brachyuren darstellt.

Zusammenfassend erkennen wir:

1. Die Heterura treten im Jura auf, und gleich mit ihrem ersten Auftreten spalten sie sich in ihre beiden Abteilungen Anomura und Brachyura, die sich vollkommen getrennt weiter entwickeln.

2. Während die Anomura nie eine reichere Entwicklung erlebt haben, entwickeln sich die Brachyuren unglaublich formenreich.

3. Eine erste Entfaltungsperiode erleben die Brachyuren schon im Oberjura, indem von den primitivsten Homolodromiiden aus die Homoliden, Prosoponiden, Dynomeniden sich herausbilden.

4. Die Hauptentfaltung und der Übergang vom anomuren zum dromioiden Entwicklungsstadium erfolgt jedoch erst in der Unterkreide.

5. In dieser Periode bilden sich aus den Dynomeniden die primitivsten Xanthimorphen, doch tritt diese Gruppe zunächst noch

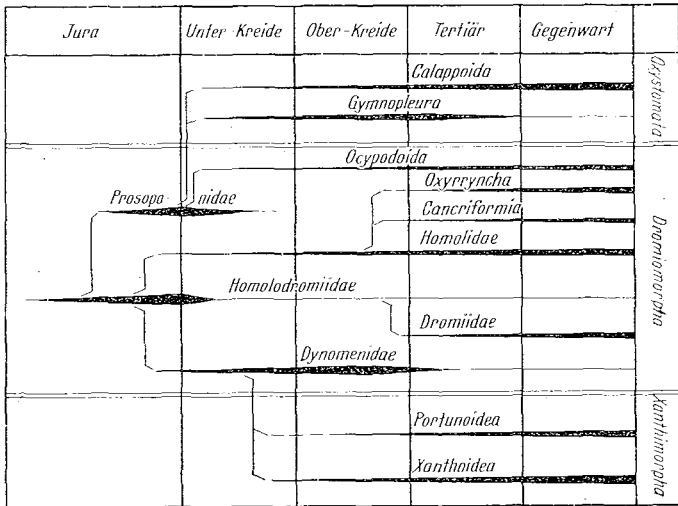


Fig. 54. Entwicklungsschema der Brachyuren.

stark zurück, aus den Prosoponiden oder Homolodromiiden bilden sich die Oxystomen. Ebenfalls an Prosoponiden (*Coelopus*) schließen die auf dromioidem Entwicklungsstadium stehenbleibenden Ocyppoiden an.

6. Eine dritte, ebenfalls wieder explosiv reiche Entfaltungsperiode fällt in die oberste Kreide und die Wende gegen das Tertiär: nunmehr bildet sich das eigentliche Brachyurenstadium heraus. Aus den Homoliden entstehen die Oxyrrhynchen und *Cancriformia*, aus den Homolodromiiden die Dromiiden. Die Oxystomen erleben die reiche Entfaltung der brachyuroiden *Calappoidea*, und die bis dahin zurücktretenden Xanthimorphen werden zur vorherrschenden Gruppe innerhalb der Brachyuren.

### 5. Beziehungen zwischen den vier Unterordnungen

*Anomocarida* und *Heterura* treten erst vom Jura an auf; *Trichelida* und *Palinura* machen schon in der Trias eine reiche Entwicklung durch. Die beiden letzteren Unterordnungen sind daher auch als die primitiveren anzusehen; die ersteren als die abgeleiteten und höher differenzierten. Eindeutig ist das auf den ersten Blick bei den Heteruren, die ja unter sämtlichen Dekapoden die stärkste Abwandlung vom ursprünglichen Typus erfahren haben. Weniger eindeutig scheint das für die *Anomocarida* zu gelten; werden ja doch seit BOAS allgemein die Natantier in ihrer Gesamtheit als besonders primitiv betrachtet — also auch die Eucyphiden —, insbesondere die Gruppen, denen im adulten Stadium noch ein Exopodit auf den Pereiopoden zukommt. Demgegenüber ging freilich schon aus früherem hervor, daß der Besitz von Exopoditen bei einigen Subtribus der Eucyphiden nicht als primitives Merkmal, sondern als besondere Spezialisierung zu betrachten sei. Ferner deutet die Tatsache, daß Tendenz zur Brachyurenbildung auch bei den *Anomocarida* besteht, darauf hin, daß diese auf höherer Organisationsstufe stehen als die rein makruren Tricheliden und Palinuren.

Es seien zunächst Herkunft und Beziehungen dieser beiden jüngeren Unterordnungen betrachtet. Innerhalb der Anomocariden werden die Eucyphiden, entsprechend ihrer natanten Lebensweise, im allgemeinen an die Penaeiden angeschlossen, während die Herpocariden über die Thalassiniden von Nephropsiden hergeleitet werden. Wie schon oben gezeigt, gehen die Eucyphiden in Wirklichkeit auf primitive Thalassiniden zurück und haben mit den Penaeiden nicht das geringste zu tun. Da auch die Paguriden auf Thalassiniden zurückgehen, ist einzig die Frage nach der Herkunft der Thalassiniden kurz zu diskutieren.

Können die Thalassiniden tatsächlich von Nephropsiden abgeleitet werden? Gemeinsam mit den Nephropsiden sind die Trichobranchien; eine Übereinstimmung, die aber sämtliche primitivere Dekapoden mit umfaßt, und daher bedeutungslos ist. Gemeinsam ist die Verkleinerung des ersten Abdominalsegments, aber auch das ist ein Merkmal, das sämtlichen reptanten Dekapoden zukommt und sich, wie die Nephropsiden und die Paranephropsiden zeigen, bei reptanter Lebensweise sehr rasch herausbildet; auch diese Übereinstimmung ist daher unwesentlich. Für die freie Beweglichkeit des letzten Thorakalsegments, die den Thalassiniden zukommt

und auch bei den Potamobiiden sich herausbildet, dürfte das gleiche gelten wie für die Größenreduktion des ersten Abdominalsegments; wahrscheinlich stehen diese beiden Merkmale in einer gewissen Korrelation zueinander. Das gleiche gilt für alle weiteren übereinstimmenden Merkmale (das Vorhandensein einer Antennendeckschuppe, einer Diäresis, eines langen Abdomens, der Tatsache, daß das Epistom nicht mit dem Karapax verbunden ist usw.). Die sämtlichen beiden Gruppen gemeinsamen Merkmale müssen demnach bei einer Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse ausscheiden und können nicht für spezielle Beziehungen zwischen Nephropsiden und Thalassiniden ins Feld geführt werden.

Von um so grundsätzlicherer Bedeutung sind dafür die Unterschiede, die zwischen beiden Gruppen bestehen:

1. Die Weichhäutigkeit des Karapax. Es wäre allerdings denkbar, daß die Weichhäutigkeit erst bei den Thalassiniden infolge ihrer Lebensweise erworben wurde, aber innerhalb der Nephropsiden besteht nicht die geringste Tendenz, die auf eine Rückbildung des Panzers hindeutet.

2. Die Rückbildung, die das Abdomen bei den Thalassiniden durchmacht, die bei den Paguriden noch gesteigert auftritt. Nirgends innerhalb der Nephropsiden, auch nicht innerhalb der ganzen Unterordnung der Tricheliden, zeigt sich die Tendenz auch nur einer geringen Rückbildung des Abdomens, dasselbe ist im Gegenteil auch, trotz der benthonischen Lebensweise, stets kräftig und normal entwickelt.

3. Wesentlich eindeutiger ist die Verschiedenheit in der Ausbildung der Scherenfußpaare. Hier gilt das gleiche, wie oben schon bei der Diskussion der Eucyphiden gesagt wurde, aber in noch viel ausgeprägterer Weise. Denn die Tatsache, daß auch bei den reptanten Paranephropsiden und Nephropsiden, trotzdem die beiden hinteren Scherenpaare funktionslos sind, bei deren reptanter Lebensweise, diese nicht rückgebildet werden, zeigt deutlich, daß dieses Merkmal ausgesprochen stabil ist. Die in dieser Hinsicht so überaus variablen Thalassiniden, bei denen im Höchstfall zwei Scherenpaare vorhanden sind, unterscheiden sich in diesem Punkt sonach ganz grundsätzlich.

4. Das Vorhandensein einer Stylamblys bei den primitiven Thalassiniden. Daß diese bei den Thalassiniden funktionslos ist, geht daraus hervor, daß sie sehr rasch reduziert wird. Es kann also nur ein Merkmal vorliegen, das schon die Vorfahren der



Thalassiniden erworben haben. Nun besitzen die Nephropsiden ebensowenig wie die Penaeiden eine Stylamblys. Wenn diese bei den Tricheliden, wo sie nicht funktionslos wäre, nicht erworben wird, dann sollte sie bei den Abkömmlingen, die sie nicht mehr brauchen, gebildet werden, nur um sofort wieder der Reduktion anheim zu fallen?

Hieraus geht meines Erachtens eindeutig hervor, daß eine Herleitung der Thalassiniden von Nephropsiden gänzlich ausgeschlossen ist, und damit scheiden auch die gesamten Tricheliden aus. Da die Heteruren, die ja gleichzeitig auftreten und bei denen das Abdömen viel stärker reduziert ist, naturgemäß von vornherein nicht in Frage kommen, so bleiben einzig die Palinuren als mögliche Vorfahren der Thalassiniden.

Die Palinura erweisen sich nun hinsichtlich der Ausbildung der Pereiopoden, die meist nur in Klauen endigen oder subchelat werden, wesentlich primitiver als die Tricheliden und entsprechen dem, was wir von den Vorfahren der Thalassiniden verlangen müssen. Ebenso ist, wie die rezenten *Scyllaridea* erkennen lassen und die Eryoniden bestätigen, eine Stylamblys vorhanden. Auch stehen die Palinura noch auf dem Entwicklungsstadium der Trichobranchien. Damit zeigt sich, daß gerade in den Punkten, nach denen eine Herleitung der Thalassiniden von Nephropsiden ausgeschlossen wird, Übereinstimmung mit den Palinura besteht.

Innerhalb der Palinura kommen nun speziell die *Scyllaridea* und die *Eryonidea* praktisch nicht in Betracht. Die *Scyllaridea* nicht, da bei ihnen die Antennendeckschuppe reduziert ist und überhaupt die Antennarregion wesentliche Differenzierungen besitzt; auch treten sie erst vom Oberjura an auf. Die *Eryonidea* nicht, da der extrem dorsoventrale, abgeflachte Karapax, die Ausbildung der Orbiten, die Entwicklung der Pereiopoden und der Scherenpaare grundsätzlich abweichende Verhältnisse zeigt. Dies gilt nicht für die dritte Abteilung der Palinura, für die *Glypheidea*. Zwar ist bei den *Pemphicoidea* der Karapax zylindrisch bis schwach dorsoventral abgeflacht; aber bei den *Glypheoidea* ist der Karapax zylindrisch bis schwach lateral abgeflacht, also die gleichen Formverhältnisse, wie bei den Thalassiniden. Es ist kein einziges Merkmal vorhanden bei den *Glypheoidea*, das eine Ableitung der Thalassiniden unmöglich machen würde. Darüber hinaus aber läßt die Familie der Mecochiriden eine den Thalassiniden vollkommen gleiche Anpassungsrichtung erkennen: Weichhäutigkeit des Panzers und ähnliche Umbildung

im Dienste einer gleichartigen limnobenthonischen Lebensweise. Wenn die Mecochiriden selber auch nicht die unmittelbaren Stammformen der Thalassiniden sein können, da der Skaphozerit schon reduziert ist, während bei den Thalassiniden diese Reduktion erst im Lauf der Entwicklung einsetzt, so geht doch daraus hervor, daß eine entsprechende Entwicklungstendenz die Glypheiden während des Jura beherrschte.

Daraus folgt absolut eindeutig, daß die Thalassiniden Abkömmlinge der jurassischen Glypheidea sind. Alle Ähnlichkeiten zwischen Eucyphiden und Penaeiden, die eventuellen Ähnlichkeiten zwischen Thalassiniden und Nephropsiden, sind einzig durch Konvergenz bedingt.

Was die Stellung und Herkunft der *Heterura* betrifft, so ist diese Frage vom Verfasser schon verschiedentlich diskutiert worden. Da, wie gezeigt wurde, sämtliche Brachyuren auf ein Prosoponidenstadium zurückgehen, und weiterhin die Prosoponiden und die primitiven Galatheiden weitgehende Übereinstimmungen zeigen, konzentriert sich das Problem der Herkunft der Heteruren auf die Frage nach der Abstammung der Prosoponiden und Galatheiden. Im allgemeinen wurden diese Gruppen bisher von den Astacuren abgeleitet, vor allem unter dem Eindruck der Darlegungen BOUVIERS. Das starre Festhalten an dem Vorhandensein von drei Scherenfußpaaren bei sämtlichen Tricheliden schließt allein schon, abgesehen von sonstigen Unterschieden, diese Möglichkeit aus. Diese Schwierigkeit besteht nicht hinsichtlich der *Anomocarida*, zumal ja die Paguriden eine starke Annäherung an den Heteruren-, ja in den Lithodiden sogar an den Brachyurentyp erkennen lassen. Eine Herleitung der Heteruren von den Anomocariden ist trotzdem nicht möglich, und zwar vor allem aus folgenden Gründen:

1. Die Heteruren treten vom Lias an auf und entfalten sich postjurassisch, also gleichzeitig mit den Anomocariden.
2. Der Karapax ist bei den Anomocariden fast ausnahmslos weichhäutig (einzige Ausnahme die aberranten, jungen Lithodiden), während für die Heteruren ebenso ein fester Panzer charakteristisch ist.

Eine Herleitung von den Anomocariden ist sonach ausgeschlossen, wie eine solche von den Tricheliden. Gewisse Ähnlichkeiten zwischen den primitiven Heteruren und den primitiven Anomocariden (vgl. die frühere Zusammenfassung der *Anomura*!), sowie die Tatsache, daß die Kiemen in beiden Gruppen eine

gleichartige Umbildung erfahren, deutet aber auf gleiche oder nahe verwandte Stammformen, die sonach, wie auch das vorhergehende zeigt, nur unter den *Palinura* gesucht werden können.

Von den verschiedenen Abteilungen der Palinuren sind, wie schon aus früherem hervorgeht, die *Eryonidea* von vornherein auszuscheiden. Die eigenartig differenzierten Scherenbildungen an den Pereiopoden, der Mangel eines Exopoditen am dritten Maxillipeden, sprechen gegen unmittelbare Beziehungen; dazu kommt die durchgreifende Verschiedenheit in der Ontogenie. Die *Scyllaridea* kommen schon wesentlich näher, indem die weitgehenden Differenzierungen der Pereiopoden und Maxillipeden fehlen. Die Differenzierung der Antennen -- wenigstens bei den *Palinuridae* -- zeigt zum mindesten Verhältnisse, die an Brachyuren erinnern. Die Umbildung des Karapax bei den *Scyllaridae* hat manche Parallelen mit den Heteruren, so die Herausbildung der Pleuralnaht und des scharfen Seitenrandes, die Verlagerung der Augentiele nach der Seite und die Bildung von Orbiten. Trotzdem dürften auch die *Scyllaridea* nicht als unmittelbare Vorläufer der Heteruren in Frage kommen: denn während die Ontogenie derselben eine direkte Entwicklung zum adulten Stadium hin erkennen läßt, wobei nicht mehr sämtliche Stadien durchlaufen werden, macht die Ontogenie der *Scyllaridea* charakteristische Umwege über känogenetische Neubildungen (*Phyllosoma*). Außerdem lassen sich die *Scyllaridea* erst vom Oberjura an nachweisen, während die Heterura schon im Lias auftreten. Es bleiben die *Glypheidea*. Innerhalb dieser Abteilung zeigt das Tribus der *Glypheoidea* Entwicklungstendenzen, die auf eine natante Anpassung hindeuten, d. h. also von der Anpassungsrichtung der Brachyuren wegführen (*Mecochiridae*, z. T. auch schon die *Glypheidae*).

Es bleiben als letzte Möglichkeit die *Pemphicoidea*. Dazu ist zunächst festzustellen, daß die *Pemphicoidea* in keinem Punkt Spezialisierungen zeigen, die eine derartige Beziehung ausschließen würden. Extremitäten, Antennen, Karapax und Abdomen lassen eine Differenzierung nach Brachyuren zu. Über diese ganz allgemeinen Tatsachen hinaus, die nur für die Möglichkeit einer solchen Ableitung beweisend sind, zeigt *Pemphix* in vollkommener Übereinstimmung mit den primitiveren Prosoptoniden einen langgestreckt zylindrischen, schwach dorsoventral abgeplatteten Karapax. Eindeutig beweisend scheint schließlich die Karapaxgliederung: diese ist bei *Pemphix* in ganz extremer Weise vorhanden und

differenziert, wie sonst bei keinem einzigen makruren Dekapoden. Einzig die älteren, primitiven Vertreter der Prosoponiden (die älteren Arten von *Protocarcinus* und die Liasgattung *Charassocarcinus*) besitzen eine ähnlich stark differenzierte Karapaxgliederung. Und die Gegenüberstellung von *Charassocarcinus* und *Pemphix* zeigt, daß bis in Einzelheiten die Gliederung übereinstimmt. Diese Übereinstimmung in einem Merkmal, das mit keinem anderen Dekapoden gemeinsam ist, läßt sich nur durch unmittelbare Verwandtschaft erklären. Leider ist von den primitiveren Prosoponiden nur der Karapax selber bekannt. Es wäre interessant, auch die Extremitäten und Antennen dieser Formen kennen zu lernen<sup>1)</sup>.

In der gleichen Richtung, wie diese unmittelbaren Übereinstimmungen, deutet es schließlich auch, daß die Art der Umbildung des Karapax bei den makruren Abkömmlingen der *Pemphicoidea* zahlreiche Parallelen zu den Brachyuren erkennen läßt. Sowohl *Bryonidea* wie auch *Scyllaridea* zeigen die charakteristische Verbreiterung des Karapax, die wie bei den Brachyuren durch Umklappen der Seitenteile des Karapax bedingt wird; wie dort bildet sich infolgedessen auch hier ein scharfer Seitenrand und eine Pleuralnaht auf der Unterseite heraus. Wie bei zahlreichen Brachyuren, bilden sich bei den Scyllariden Verwachsungen der Antennenstielglieder. Bei beiden geht der Skaphozerit verloren, bilden sich Orbiten, wird die Ansatzstelle des Augenstiels nach der Seite verschoben. Diese gleichartigen Umbildungstendenzen sind zweifellos Folge innerer Verwandtschaft (Homoeoplasie!).

Die *Heterura* sind somit, ebenso wie die *Anomocarida*, als Weiterbildung primitiver Palinuren (*Glypheidea*) zu betrachten. Die drei Unterordnungen *Palinura*, *Anomocarida*, *Brachyura* stellen eine engere Einheit dar, innerhalb deren die *Palinura* die ältere, die *Anomocarida* und *Heterura* die fortschrittliche Entwicklungsstufe darstellen.

Welche Stellung nehmen dazu die *Trichelida* ein? Sind sie ihrerseits wieder die Vorstufe für die *Palinura*? Oder sind umgekehrt die Palinuren Ausgangsform auch für die Tricheliden? Von der geologischen Verbreitung aus gesehen ist die erste Annahme wahrscheinlicher: denn während die *Palinura* erst vom Muschelkalk auftreten, sind die Tricheliden durch zwei Abteilungen (*Penaeidea*

<sup>1)</sup> Zu der gleichen Ansicht ist neuerdings auch VAN STRAELEN (1928 b) gelangt, wie Verfasser nach Niederschrift dieser Abschnitte feststellte, ebenso GLAESNER.

und *Paranephropsidea*) schon im Buntsandstein vertreten. In der gleichen Richtung läßt sich die Tatsache ausdeuten, daß die *Penaeidea* keine Brutpflege besitzen, daß die Ontogenie bei ihnen sehr vollständig ist und kaum nennenswerte känogenetische Neubildungen aufweist.

Sind nun die *Palinura* mit ihrer primitivsten Gruppe, den *Pemphicoidea*, tatsächlich von Tricheliden ableitbar? Bezw. ist der natante, oder ist der reptante Dekapodentyp der primäre? Schon an anderer Stelle wurde betont, daß die Verkümmernng des Ruderfußastes (Exopodit), die allen Dekapoden mit Ausnahme weniger extrem und degenerativ veränderter Formen zukommt, eine reptante Ausgangsform für die Gesamtheit der Dekapoden voraussetzt. Innerhalb natanter Formen wäre ja eine vollständige Reduktion des Schwimmfußastes unverständlich. In gleicher Richtung deutet der Karapax: Als Hautduplikatur gebildet, überdeckt die Schale die vorderen Körpersegmente, ohne fest mit ihnen zu verwachsen, die hinteren Thorakalsegmente sind vollkommen frei beweglich innerhalb der Schale (Phyllocariden, Schizopoden); demgegenüber ist bei den Dekapoden der ebenfalls als Hautduplikatur von vorn aus gebildete Karapax mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen. Kopf- und Brustsegmente haben keine eigene Beweglichkeit mehr, sondern sind starr miteinander verbunden. Diese Herausbildung eines festen und starren, sämtliche Brustsegmente einschließenden Cephalothorax ist nur bei reptanter Anpassung verständlich. Denn die Umbildung der Thorakalbeine zu echten Stütz- und Gehextremitäten setzt auch einen kräftigen und festen thorakalen Körperabschnitt voraus, während umgekehrt bei natanter Lebensweise, wo weder dem Körper noch den Extremitäten irgend eine Stützfunktion zukommt, diese Notwendigkeit nicht besteht, im Gegenteil eine freie Beweglichkeit der Segmente in sich zweckmäßig ist.

In den gleichen Zusammenhang gehört die Frage der Oberflächengliederung. Unter allen Dekapoden besitzt *Pemphix* die stärkste differenzierte Furchengliederung. Daß das ein sehr primitives Merkmal ist, geht eindeutig daraus hervor, daß in sämtlichen Linien, die von hier ihren Ausgang nehmen, diese Furchengliederung rasch verschwindet, so schon innerhalb der *Palinura* (*Eryonidea*, *Scyllaridea*, *Glypheoidea*), sodann auch innerhalb der *Brachyura* (*Prosoponidae*) und bei den *Anomocarida*. Das allmähliche Verschwinden der zahlreichen Furchen läßt sich zum Teil recht schön verfolgen. Im Gegensatz zu den *Palinura* und ihren Abkömmlingen fehlt den primitiven Tricheliden eine stärkere Furchengliederung und wird

auch nie erworben. Sollen nun die *Pemphicoida* mit stark gegliederter Oberfläche, von wenig bis gar nicht gegliederten Tricheliden abstammend, eine differenzierte Gliederung erworben haben, um dieselbe in sämtlichen von hier ausgehenden Linien sofort wieder aufzugeben? Das ist wenig wahrscheinlich. Darüber hinaus läßt sich jedoch noch folgendes feststellen.

Der Karapax der Dekapoden unterscheidet sich von dem der Phyllocariden und Schizopoden — Cumaccen und Stomatopoden, bei denen der Karapax nur die vorderen Thorakalsegmente bedeckt, die hinteren aber ganz frei bleiben, scheidet bei einem Vergleich hinsichtlich des Cephalothorax aus — dadurch, daß der Karapax mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen ist, während bei Phyllocariden und Schizopoden nur die vordersten Segmente mit dem Karapax verwachsen. Das besagt, daß dem Karapax der Schizopoden und Phyllocariden gegenüber den Thorakalsegmenten nur eine Funktion als Schutzorgan zukommen kann. Stütz- und Aufhängefunktion für die Organe der Brustsegmente wird allein von dem Integument dieser Segmente selber erfüllt. Von dem Augenblick an, wo der Karapax fest mit den Brustsegmenten verwächst und damit deren Integument überflüssig macht, dieses gewissermaßen verdrängt, muß er über seine Funktion als Schutzorgan hinaus auch die Funktionen des ursprünglichen Hautskelettes als Stütz- und Aufhängeorgan für die inneren Organe übernehmen. Wenn bei den Phyllocariden und Schizopoden eine einfache, glatte, eventuell durch Kalk- oder Chitineinlagerungen zu einem Panzer verfestigte Hautduplikatur genügt, und Gründe, die eine Komplizierung derselben durch Falten veranlassen könnten, nicht bestehen, so muß der Karapax bei den Dekapoden mit Ansatzstellen für Muskeln, Sehnenbänder usw. versehen sein; d. h. an den Stellen des Karapax, an denen Muskeln inserieren oder andere Organe bindegeweblich befestigt sind, müssen auf der Innenseite Rippen, zum mindesten Rauhigkeiten vorhanden sein. Der nächstliegende Weg, dies zu erreichen, ist natürlich der, daß an solchen Stellen der Karapax eine schwache Falte nach innen bildet, bzw. auf der Außenseite eine Furche entsteht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung kann das durch entsprechende Verdickung des Karapax wieder ausgeglichen werden, und so zeigen mehr glatte Formen vielfach auch rippenartige Verdickungen auf der Innenseite des Panzers. Diesen Überlegungen zufolge müßten also die primitivsten Dekapoden eine deutliche Oberflächengliederung besessen haben,

und Formen mit wenig gegliedertem Karapax können nicht ohne weiteres als primitiv bezeichnet werden.

Eine Bestätigung hierfür scheinen mir die Brachyuren abzugeben. Bei den Prosoptoniden verschwindet die Oberflächengliederung verhältnismäßig rasch, es bleiben nur wenige Hauptfurchen übrig. Bei den von hier ausgehenden Brachyurengruppen zeigt sich aber regelmäßig am Anfang der Entwicklung wieder eine stärker differenzierte Oberflächengliederung, die allmählich verloren geht. Mit der grundsätzlichen Umstellung der Brachyuren, die durch die Verkürzung und Verbreiterung des Karapax und die Reduktion des Abdomens bedingt ist, muß natürlich auch die Muskulatur und die Anordnung der Organe eine Verschiebung erfahren; die dadurch notwendig werdenden neuen Muskelansatzstellen entstehen wiederum als nach innen gerichtete Falten, die allmählich durch rippenartige Verdickungen überflüssig gemacht werden.

Zu dem allem kommt aber noch ein weiteres: die Anordnung der Furchen selber. Solange der Karapax noch nicht als Cephalothorax entwickelt ist, die Thorakalsegmente also noch in sich beweglich sind, muß auch die Thorakalmuskulatur noch deutliche Metamerie zeigen. Da die Aufgabe der Selbständigkeit der einzelnen Thorakalsegmente eine sekundäre Erscheinung ist, bedingt durch deren Verwachsung mit dem schon vorhandenen einheitlichen Karapax, muß die ursprüngliche Metamerie der Muskulatur zunächst auch innerhalb des Cephalothorax noch vorhanden sein, und erst allmählich infolge Funktionslosigkeit verschwinden. Anklänge an diese ursprüngliche Metamerie konnten a. a. O. an Hand der Furchengliederung bei *Erymaidea* und *Glypheidae* aufgezeigt werden; beide Gruppen stehen in dieser Hinsicht auf gleicher Organisationsstufe, indem diese Anklänge gerade im Verschwinden begriffen sind. Es ist zu erwarten, daß primitivere Formen die Metamerie noch ausgeprägter erkennen lassen. Das scheint nun tatsächlich bei den *Pemphicoidea* der Fall zu sein. Die Querrfurchen des Karapax sind hier wesentlich kräftiger entwickelt, treten in größerer Menge auf und sind gleichartiger als bei den beiden andern Gruppen.

Aus alledem ergibt sich, daß der Typus der *Pemphicoidea* der primitivere ist, gegenüber den Tricheliden. Auch hinsichtlich der Extremitäten sind ja die *Pemphicoidea* primitiver und lassen wohl eine Ableitung der Tricheliden von einem *Pemphix*-Stadium zu, nicht aber umgekehrt. Damit ist aber nicht gesagt, daß *Pemphix* selber die Stammform der Tricheliden sei; *Pemphix* ist ja jünger als die ältesten Tricheliden. Betont sei aber, daß die Tricheliden nicht die primitivsten Dekapoden sind, sondern Abkömmlinge einer primitiven, reptanten *Pemphix*-ähnlichen Form.

### C. Stammesgeschichte der Dekapoden

Der Ausgangstypus der Dekapoden ist bis jetzt nicht bekannt. Nach dem Vorhergehenden wäre er ungefähr folgendermaßen zu charakterisieren:

Der mehr oder weniger feste Karapax war mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen und zeigte eine stark differenzierte Furchengliederung, die vor allem durch die zahlreichen und gut und gleichmäßig entwickelten Querfurchen charakterisiert war. Der Karapax war zylindrisch oder schwach dorsoventral abgeplattet, entsprechend der anzunehmenden benthonischen Lebensweise. Ein mäßiges Rostrum dürfte entwickelt gewesen sein. Eine mediane Naht lief dorsal über den Panzer hinweg und gestattete eine Bewegung der beiden Karapaxhälften vermittels des *Musc. dorsoventralis posterior*. Antennulen und Antennen waren gleichartig ausgebildet; der Stiel der Antennen besaß einen blattförmigen Skaphoceriten. Augen gestielt, frei beweglich, nicht in Orbiten eingeschlossen. Von den Thorakalbeinen waren die drei vorderen in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt und besaßen noch einen Exopoditen, während bei den fünf hinteren Thorakalbeinen, die im Dienste der Fortbewegung standen, der Exopodit reduziert war. Die Grenze zwischen Maxillipeden und Pereiopoden war noch sehr wenig scharf, indem der hintere Maxillipede noch pereiopodenähnlich war, so daß ein ganz allmählicher Übergang bestand. Sämtliche Thorakalbeine waren siebengliedrig. Die Pereiopoden gleichartig und einfach, mit einfacher Klaue oder z. T. vielleicht auch subchelat. Die Abdominalbeine als *Pedes spurii* mit Exopodit und Endopodit. Das letzte Segment war zum Telson umgestaltet; die Extremitäten des sechsten Abdominalsegments waren als blattförmige, zweiästige Uropoden vorhanden. Eventuelle schwimmende Fortbewegung war wohl in der Hauptsache Rückstoßschwimmen, wie bei den Reptantiern. Die Kiemen waren Trichobranchien an den Koxen der Thorakalbeine. Brutpflege bestand nicht. Die Larvenentwicklung begann mit dem Naüplius.

Am nächsten dieser Form kommt unter den bis jetzt bekannten Dekapoden die Muschelkalkgattung *Pemphix*. Wie bei *Pemphix*, so handelt es sich wohl auch hier um Bewohner schlammig sandigen Untergrundes, die wahrscheinlich sich sogar eingruben. Eine größere Vagilität und Ausbreitungsfähigkeit des adulten Tieres fehlte; die Ausbreitung geschah durch die pelagischen Larven.



Auf diesem ältesten Stadium der Dekapodenentwicklung schon haben die Tricheliden sich abgezweigt durch Anpassung an mehr natante Lebensweise (*Penacidea*). Das Abdomen und dessen Extremitäten, die zweiästigen *Pedes spurii*, die als Ruder dienen, sind kräftig entwickelt als wichtige Fortbewegungsorgane; die als Gehextremitäten ausgebildeten Pereiopoden werden teilweise zu Greiforganen umgebildet und damit in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt (Scheren). Brutpflege besteht bei den primitivsten Tricheliden noch nicht, wird aber im Lauf der Entwicklung von deren Abkömmlingen erworben. Die Ontogenie verharrt ebenfalls auf dem primitiven Stadium, indem die erste freie Larve ein Nauplius ist und irgend welche nennenswerten kängenetischen Modifikationen der Ontogenie nicht auftreten. Bei den differenzierteren Tricheliden zeigt die Ontogenie eine allmähliche Abkürzung. Die Kiemen sind durchweg Trichobranchien, nur die Penaeiden gehen von diesem Kiementypus ab, indem hier sekundär die sogen. Dendrobranchien auftreten. Ein Phyllobranchienstadium wird in dieser frühen Abspaltung des Dekapodenstammes nie erreicht.

Entsprechend der natanten Anpassungsrichtung des primitiven Trichelidenstammes wird vor allem das Abdomen kräftig entwickelt, während der Cephalothorax nur schwach und auch verhältnismäßig bedeutungslos bleibt. Daher kommt es auch, daß die kräftige Furchengliederung und die kräftig metamere Muskulatur des Cephalothorax hier so sehr rasch verschwindet. Bemerkenswerterweise kommt sie dann bei den reptanten Abkömmlingen (Erymaiden) wieder zu stärkerer Entwicklung. Die Tricheliden bleiben durchweg makrure Formen. Reduktionserscheinungen des Abdomens treten nie auf. Ihre Hauptentfaltungsperiode fällt ins Mesozoikum.

Gegenüber den durch ihre natante Anpassungsrichtung vom ursprünglich reptanten Typus aberrierenden, gewissermaßen rückläufigen (Phyllocariden, Schizopoden) und dadurch in vielen Organisationsmerkmalen stabil werdenden (Trichobranchien, makrurer Habitus, Ontogenie) und nur noch wenig umbildungsfähigen, sterilen Tricheliden zeigt die orthogenetische Weiterbildung des primitiven *Pemphix*- bzw. Vorpemphix-Stadiums eine ungeheure Plastizität und Umbildungsfähigkeit; und schon diese Tatsache spricht unzweideutig dafür, daß die Tricheliden, wie erwähnt, abgeleitete Formen sind.

Eine erste, sehr formenreiche, fast explosive Aufspaltung tritt schon in der Trias (Muschelkalk) ein. Die trüg benthonischen,

schlammbewohnenden *Eryonidea*, die lebhafteren, reptantierähnlichen *Glypheidae* und die fast natantierhaften *Mecochiridae* sind das Ergebnis dieser Aufspaltung; d. h. sämtliche denkbaren Anpassungsrichtungen sind verwirklicht, aber alle auf der Grundlage des makruren Habitus. Die Kiemen sind durchweg noch Trichobranchien; die Pereiopoden recht gleichartig, meist siebengliedrig; der Antennenstiel mit Skaphocerit. Die Ontogenie war zweifellos noch eine einfach normale, eventuell noch etwas abgekürzt, indem keine freie Naupliuslarve mehr gebildet wurde; im übrigen war wohl eine Zoëa und eine typische Mysislarve vorhanden. Die einzige, heute in Relikten noch vorhandene Gruppe aus dieser Entwicklungsstufe sind die Eryoniden, deren Ontogenie schon stark abgekürzt ist, und die in dieser Hinsicht zweifellos nicht mehr den ursprünglichen Zustand verkörpern. Die Blütezeit für dieses Stadium liegt in der Trias und dem Jura.

Die träg benthonische Anpassungsrichtung der *Pemphicoidea* wird frühzeitig stabil in den im Jura an diese oder die *Glypheoidea* anschließenden *Scyllaridea*. Der makrure Zustand, die Trichobranchien, die Primitivität der Maxillipeden und Pereiopoden bleiben erhalten; nur die Antennen zeigen durch Verwachsungen im Stiel und Reduktion des Skaphoceriten Weiterbildung. Infolge des Verharrens bei der träg benthonischen Lebensweise fehlt dieser Gruppe aber eine stärkere Vagilität, die Möglichkeit im adulten Stadium sich nennenswert auszubreiten: die Ontogenie zeigt daher typische känogenetische Neubildungen in der pelagischen Phyllosomalarve. Eine reichere Entwicklung fehlt naturgemäß diesen stabil gewordenen Relikten des Pemphixstadiums.

Die eigentliche orthogenetische Weiter- und Umbildung des primär reptanten Typs erfolgt in den extrem reptanten, durch fortschreitende Rückbildung des Abdomens charakterisierten Heteruren. Das Abdomen, in dem sich keine lebenswichtigen Organe befinden, dem Gehbeine fehlen und das nur mit Schwimextremitäten ausgestattet ist, ist naturgemäß für sämtliche benthonischen Formen ein Balast; seine Rückbildung bedeutet also die höchste Anpassungsstufe reptanter Dekapoden und liegt insofern auch schon in dem reptanten Anpassungstyp der Ausgangsformen der Dekapoden bedingt. Die Brachyuren nehmen daher eine recht zentrale Stellung ein, als eigentliche Verkörperung des Dekapodenstamms. Die ältesten jurassischen Formen schließen, wie oben gezeigt, unmittelbar an Pemphicoiden an: und schon im Jura, fast gleichzeitig

mit der Herausbildung des neuen Typus, erfolgt bezeichnenderweise eine erste explosive Aufspaltung. Die drei Gruppen der *Dromiomorpha*, *Xanthimorpha* und *Oxystomata* trennen sich schon auf diesem primitiven Stadium. Eine zweite, noch reichere Aufspaltung erfolgt sodann in der oberen Kreide und der Wende zum Tertiär, bezeichnenderweise in sämtlichen drei Abteilungen ungefähr gleichzeitig.

Abgesehen von der Reduktion des Abdomens zeigt diese brachyure Entwicklungsstufe noch eine Reihe weiterer Neuerwerbungen: so bilden sich in dieser mit dem Jura auftretenden Gruppe aus den Trichobranchien die Phyllobranchien. Mit der größeren Beweglichkeit und Behendigkeit der Brachyuren verschwinden die langen Antennengeißeln, dafür werden die Pereiopoden um so kräftiger, die Pleopoden verschwinden vollkommen, ebenso natürlich die Uropoden. — Bezeichnend ist auch, besonders im Gegensatz zu den trägen, unbeweglichen Palinuren, die Ontogenie. Als Laufformen besitzen die Brachyuren auch im erwachsenen Zustand gewisse Verbreitungsmöglichkeiten; stark känogenetisch umgeänderte Larven, die — pelagisch lebend — die Verbreitung der Arten bedingen, sind infolgedessen von geringerer Bedeutung. Daher konnte auch mit fortschreitender Herausbildung und Stabilisierung des Brachyurentyps die Larvenentwicklung mehr und mehr abgekürzt werden: so wird das Mysisstadium unterdrückt, indem die Exopoditen an den Pereiopoden nicht mehr zur Entwicklung kommen (vgl. im Gegensatz dazu das extrem pelagische Mysisstadium der Phyllosoma!). Zoöa und die unmittelbare Weiterbildung in der Metazoöa sind die einzigen älteren Larvenstadien. Nur das letzte Stadium der Herausbildung des Brachyurentyps, die Umbildung makrurer in brachyure Formen, wird auch in der Ontogenie im Megalopastadium noch ausführlicher wiederholt.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Brachyurentypus — also ebenfalls im Jura — erscheinen die *Anomocarida*, ebenfalls als Abkömmlinge der Palinura. Dem gleichzeitigen Erscheinen entspricht auch eine entsprechende Entwicklungsstufe: wie bei den Heteruren bilden sich auch hier rasch Phyllobranchien heraus; wie dort, so ist auch hier eine Tendenz zur Brachyurenbildung bemerkbar, und diesen Gruppen kommt ebenfalls eine Unterdrückung des Mysisstadiums zu und die Herausbildung eines der Megalopa weitgehend entsprechenden Larvenstadiums. Während aber die Brachyuren die eigentlich orthogenetische Weiterbildung der Palinura darstellen,

sind die *Anomocarida* in ihren bezeichnendsten Vertretern degenerativ, indem der makrure, ja der natante Typus sich herausbildet; und in den extremsten Vertretern geht die absteigende Entwicklung

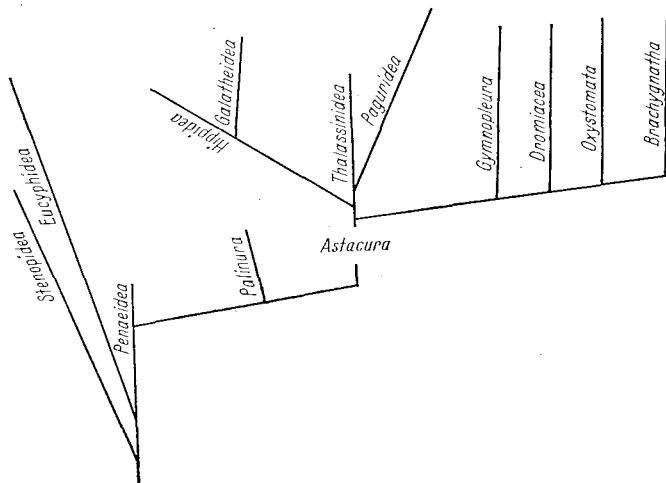


Fig. 55. Stammbaum der Dekapoden nach BORRADAILE und BALSS.

Trias	Jura	Kreide	Tertiär	Gegenwart	
		<i>Nectochelida</i>			Trachelida
		<i>Herpochelida</i>			
	<i>Proherpochelida</i>				Anomocarida
		<i>Nectocarida</i>			
		<i>Herpocarida</i>			
	<i>Glypheidea</i>				Palinura
	<i>Eryonidea</i>		<i>Scyllaridea</i>		
<i>Pemphicoidea</i>					Heterura
		<i>Anomura</i>			
		<i>Brachyura</i>			

Fig. 56. Entwicklungsschema der Dekapoden nach den hier gegebenen Gesichtspunkten.

so weit, daß die Geschlechtsreife gewissermaßen schon im Mysisstadium erreicht wird.

Wir erkennen zusammenfassend:

1. Die Stammesgeschichte der Dekapoden ist durch zwei Hauptentfaltungperioden charakterisiert, eine erste, die ungefähr

mit dem Erscheinen der Dekapoden zeitlich zusammenfällt, und eine zweite im unteren Jura.

2. Außerhalb dieser beiden Zeiten treten keine neuen Gruppen auf. Dafür ist aber die Entfaltung und Neubildung von Typen in diesen Entfaltungsperioden selber eine ausgesprochen explosive.

3. Übergangsformen zwischen den verschiedenen Gruppen sind in keinem einzigen Fall bekannt. Die Neubildung von Gruppen und Typen dürfte in diesen Entfaltungsperioden sprunghaft vor sich gegangen sein.

4. Charakteristisch für beide Perioden explosiver Entfaltung ist, daß jeweils neben der intensiven Gruppenneubildung in orthogenetischer, aufsteigender Entwicklungsrichtung auch absteigend degenerative Gruppen auftreten. Zwischen auf- und absteigender Entwicklung scheint ein innerer Zusammenhang zu bestehen.

5. Die Organisationsstufe der aus der ersten Entfaltungsperiode stammenden Gruppen ist charakterisiert durch das Festhalten des makruren Habitus und das Vorhandensein von Trichobranchien.

6. Die in der zweiten Entfaltungsperiode neu auftretenden Gruppen gehen rasch zum Phyllobranchientypus über und haben — abgesehen von den degenerativen Seitengruppen — die Tendenz, den Brachyurentypus zu bilden.

7. Gegenüber der vom Verfasser früher vorgeschlagenen Zweiteilung der Dekapoden in *Rostralia* und *Arostralia* ist die hier durchgeführte Vierteilung in vier selbständige Unterordnungen vorzuziehen. Zusammenfassen als *Arostralia* ließen sich allenfalls die *Palinura* und *Heterura* als eigentlich orthogenetisch aufsteigende Entwicklungsgruppe oder von anderen Gesichtspunkten aus zwei den Entwicklungsstufen entsprechende Gruppen, die eine, *Trichelida* und *Palinura* umfassende auf dem Trichobranchienstadium stehende, die andere, *Anomocarida* und *Heterura* umfassende, die auf dem Phyllobranchienstadium steht. Die üblichen zoologischen Einteilungen (*Macrura-Anomura-Brachyura*, bzw. *Natantia* und *Reptantia*), die in jedem Fall Heterogenes zusammenfassen, erledigen sich damit von selbst.

#### D. Herkunft der Dekapoden

Innerhalb der Malakostraken gehören die Dekapoden den Thorakostraken an, die in ihrer Gesamtheit vor allem durch die zwei Merkmale des Cephalothorax und der gestielten Augen

charakterisiert sind. Die Dekapoden sind die weitaus formenreichste und vielseitigste Ordnung der Thorakostraken und gelten als deren höchst entwickelte Vertreter. Die Vorfahren der Dekapoden wären demnach innerhalb einer der anderen Thorakostrakenordnungen zu suchen. Als solche kennen wir die Phyllocariden, die Schizopoden (Mysidaceen), Dichelopoden (Euphausiaceen), sowie die Cumaceen und Stomatopoden.

## 1. Vergleich der Dekapoden mit den übrigen Thorakostrakenordnungen

### A. Rumpfgliederung und Cephalothorax

Der Rumpf ist stets segmentiert und läßt drei Abschnitte erkennen: Kopf, Brust = Thorax und Hinterleib = Abdomen. Die Segmentierung des Kopfes ist in keinem

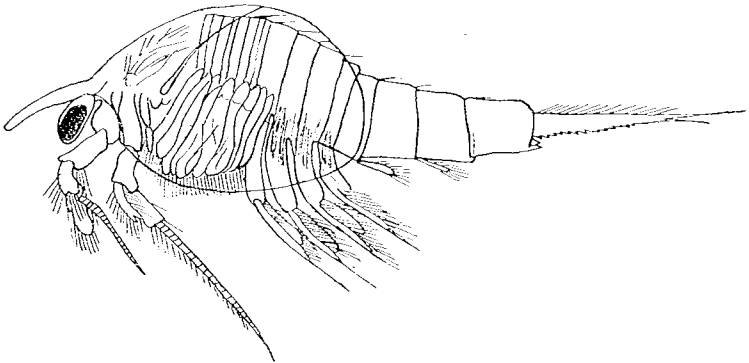


Fig. 57. *Leptostraca, Nebalia*, rezent (n. GERSTAECKER).

Fall erhalten geblieben, sondern nur noch aus der Anzahl der zugehörigen Extremitätenpaare zu erschließen; demnach wären vorhanden ein Augen- und zwei Antennensegmente, sowie drei Mundsegmente. Der Thorax besitzt stets acht Segmente, von denen jedes ein Extremitätenpaar besitzt. Die Ausbildung der Thorakalsegmente, ob frei, ob verwachsen, steht in enger Abhängigkeit von der Ausbildung des Panzers.

Bei den Phyllocariden ist der Karapax dünn und elastisch, vollkommen glatt, aus zwei Schalenhälften bestehend oder verwachsen. Als Hautduplikatur von der Nackenpartie des Kopfes aus gebildet, ist er nur an dieser Stelle mit dem Rumpf verwachsen und umschließt die acht Thorakal- und die vier vorderen Abdominalsegmente ostracodenartig. Infolge eines dorsalen Ausschnittes am Hinterrand können die vorderen Abdominalsegmente von der Dorsalseite aus freiliegen. Die Thorakalbeine befinden sich ganz innerhalb des Panzers, nur die Augen, die beiden Antennenpaare und die beiden Abdominalbeine ragen aus dem Panzer heraus. Vorn läuft der Panzer in einen beweglichen Stirnschnabel aus. Da der Panzer wesentlich höher als breit ist, erscheint seine Form lateral komprimiert. Die freien Thorakalsegmente sind unter sich sehr gleichartig, sehr kurz und hoch.

Bei den Schizopoden und Dichelopoden ist der Cephalothorax ebenfalls nur dünn elastisch entwickelt und nur selten durch Kalkeinlagerungen schwach verfestigt. Zum Unterschied von den Phyllocariden ist er jedoch nie zweiklappig, sondern stets einheitlich: er ist vielfach durch eine Nackenfurche in einen kürzeren Kopf- und einen längeren Thoraxabschnitt geteilt. Der Vorderrand hat oft einen kürzeren oder längeren, fest mit dem Panzer verbundenen Stirnschnabel. Seitlich reicht der Panzer viel weniger weit herab als bei den Phyllocariden, indem die Thorakalbeine frei herausragen, mitunter sogar noch die unteren Teile der Thorakalsegmente. Im ersteren Fall legt sich der Panzer ziemlich eng an die Basen der Thorakalbeine an. Die Thorakalsegmente werden vom Panzer sämtlich eingeschlossen; doch läßt ein dorsaler Ausschnitt am Hinterrand vielfach die hintersten dorsal frei zutage treten. Die Abdominalsegmente werden im Gegensatz zu den Phyllocariden nie vom Panzer bedeckt. Während

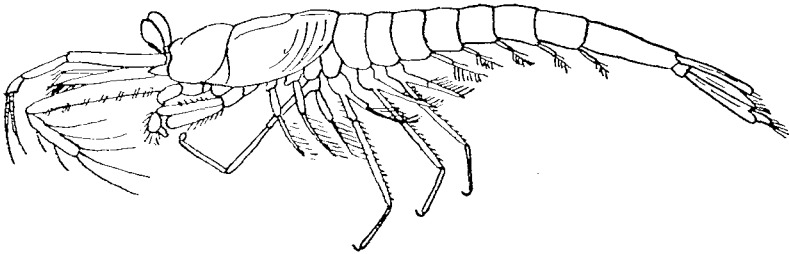


Fig. 58. *Schizopoda*, *Petalophthalmus*, rezent (n. GERSTAECKER).

bei den Schizopoden die hinteren Thorakalsegmente nicht mit dem Panzer verwachsen, sondern nur die vorderen zwei oder drei, sind bei den Dichelopoden sämtliche Segmente mit dem Panzer verwachsen.

Hinsichtlich der dünn elastischen Panzerausbildung stimmen also Phyllocariden, Schizopoden und Dichelopoden unter sich, wie auch mit den natanten Dekapoden überein; hinsichtlich der Ausdehnung und Form des Cephalothorax stehen die Phyllocariden isoliert, während Schizopoden und Dichelopoden sich eng an die Dekapoden anschließen; hinsichtlich des Verwachsungsgrades der Thorakalsegmente und des Panzers schließlich herrscht Übereinstimmung zwischen Dichelopoden und Dekapoden, während die Schizopoden sich mehr den Phyllocariden nähern.

Ganz abweichend verhalten sich Cumaceen und Stomatopoden. Die Thorakalsegmente der Cumaceen sind durchweg kurz und hoch; sie nehmen nach vorn und hinten an Breite und Höhe ab, so daß der gesamte Thorax eine eiförmige Gestalt bekommt. Der Panzer selber ist fest und spröde. Nicht glatt, wie bei den drei besprochenen Gruppen, sondern durch charakteristische, schräg und quer verlaufende Kanten und Furchen verziert. Er läßt die fünf hinteren Thorakalsegmente frei, überdeckt also nur den Kopf und die drei vorderen Brustsegmente, mit welchen er jedoch fest verwächst; seitlich legt er sich eng an die Basen der entsprechenden Extremitäten an. Er ist einheitlich, nicht zweiklappig und läuft vorn vielfach in einen breiten, dreieckigen Stirnschnabel aus, demgegenüber dem Cephalothorax eine beschränkte Beweglichkeit zukommt, in diesem Punkt also an die Phyllocariden erinnernd.

Die Thorakalsegmente der Stomatopoden sind wie bei den Cumaceen nur kurz, zeigen aber im Gegensatz zu der lateralen Kompression dort eine dorsoventrale Abplattung; wie dort sind die fünf hinteren Segmente frei, nicht vom Panzer bedeckt, aber alle sind ungefähr gleich breit oder nehmen nach hinten sogar an Größe zu. Der Panzer selber ist fest, er zerfällt der Länge nach in drei Teile, einen mittleren, der mit dem Rumpf fest verwachsen ist und zwei seitliche, die als flügelartige Verbreiterungen sich breit

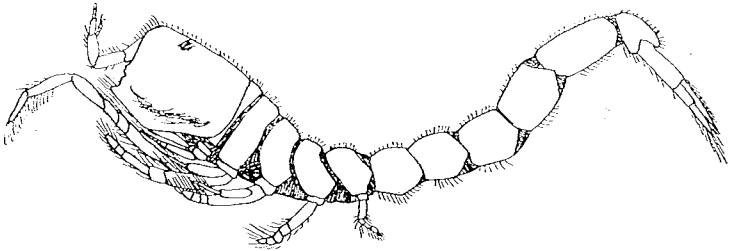


Fig. 59. *Cumacea, Eudorella*, rezent (n. GERSTAECKER).

über die Ansatzstellen der Extremitäten wölben. Nach vorn bedeckt der Panzer nicht den gesamten Kopf, sondern läßt das Augen- und vordere Antennensegment frei.

In der Ausdehnung des Carapax erinnern sonach Cumaceen und Stomatopoden sehr aneinander und stehen in scharfem Gegensatz zu sämtlichen anderen Thorakostraken; in der Ausbildung und Form des Carapax und der Brustsegmente sind jedoch auch Cumaceen und Stomatopoden grundsätzlich verschieden.

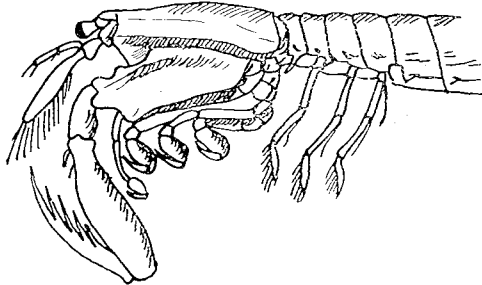


Fig. 60. *Stomatopoda, Squilla*, rezent (n. GERSTAECKER).

Die Abdominalsegmente sind in sämtlichen Fällen frei entwickelt. Die Trennung zwischen Thorakal- und Abdominalsegmenten ist verschieden scharf ausgeprägt. Die Phyllocariden besitzen acht, sämtliche anderen Gruppen sieben Abdominalsegmente. Das letzte (siebente) Segment ist stets zu einem Telson umgebildet, wieder im Gegensatz zu dem letzten Segment der Phyllocariden, das in eine Furca ausläuft. Die Phyllocariden stehen also im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Thorakostraken.

Im einzelnen nehmen bei den Phyllocariden, die verhältnismäßig langgestreckten Abdominalsegmente von vorn nach hinten an Länge zu, an Höhe ab; durch die durchweg größere Länge unterscheiden sie sich deutlich von den Thorakalsegmenten; abgesehen



davon ist die Grenze zwischen Thorax und Abdomen wenig scharf. Hinsichtlich des Verhältnisses der Längen- und Breitenentwicklung der Abdominal- im Gegensatz zu den Thorakalsegmenten zeigen ähnliche Verhältnisse die Cumaceen: auch hier sind die abdominalen Segmente durchweg länger und schmaler als die thorakalen, eine Längenzunahme nach hinten findet jedoch im allgemeinen nicht statt, mit Ausnahme vom zweitletzten Segment, das stets länger als die vorhergehenden ist. Eine scharfe Grenze zwischen Thorax und Abdomen ist nur teilweise vorhanden, vielfach ist der Übergang von der einen zu der andern Segmentgruppe fluktuierend; also auch hierin gewisse Ähnlichkeit mit den Phyllocariden. Nur die Segmentzahl (sieben Abd.-Segm.) unterscheidet die Cumaceen deutlich von den Phyllocariden und nähert sie den übrigen Thorakostraken.

Die Schizopoden und Dichelopoden schließen sich, wie in der Form des Karapax, auch in der Ausbildung der Abdominalsegmente eng an die natanten Dekapoden an. Im allgemeinen zeigen die einzelnen Segmente, und damit auch das ganze Abdomen eine stärkere Längenentwicklung im Verhältnis zum Cephalothorax als bei den Dekapoden und damit erinnern beide Gruppen auch etwas an Phyllocariden; im Gegensatz zu diesen, wie auch den Cumaceen, besteht jedoch zwischen der Breite des Cephalothorax und des Abdomens kein nennenswerter Unterschied, ein sehr charakteristisches Verhalten. Nur eine schwache Breitenabnahme nach hinten ist zu beobachten.

Ganz abweichend verhalten sich auch hierin wieder die Stomatopoden. Die sieben Abdominalsegmente sind sehr gleichartig entwickelt — die beiden letzten etwas abweichend — und nehmen im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Formen nach hinten schwach an Breite zu, wie sie auch wesentlich breiter und voluminöser sind als die Thorakalsegmente.

## B. Extremitäten

Die Differenzierung der verschiedenartigen Extremitäten entspricht in großen Zügen den verschiedenen Rumpfabschnitten. Die Extremitäten des Kopfes dienen im Gegensatz zu den Entomostraken nie mehr der Fortbewegung, vielleicht mit einer Ausnahme bei den Phyllocariden.

Das vorderste Extremitätenpaar ist zum Auge umgestaltet. Dieses ist stets gestielt mit der einzigen Ausnahme der Cumaceen, bei denen die ursprünglich paarigen Augen zu einer unpaaren Pigmentanhäufung im Vorderrand des Panzers, ehe er in den Stirnschnabel übergeht, und wenigen sehr kleinen, darin eingesenkten, lichtbrechenden Linsen reduziert sind, oft auch vollkommen fehlen. Irgendwelche Beziehungen dieses rudimentären unpaaren Auges zu dem Stirnauge der Entomostracen bestehen nicht.

Bei den Phyllocariden inseriert der Augensiel unter der Basis des Stirnschnabels; das Auge selber erinnert durch seine birnenähnliche Form an das der Schizopoden, die sich in jeder Hinsicht ähnlich verhalten, ebenso die Dichelopoden. Auch die Stomatopoden stimmen im wesentlichen damit überein, abgesehen davon natürlich, daß das Augensegment nicht mehr vom Panzer bedeckt ist. Bemerkenswert ist höchstens, daß gegenüber dem verhältnismäßig großen Auge der Phyllocariden und Schizopoden, Dichelopoden bei den Stomatopoden die Augen ziemlich klein sind.

Die Antennen bestehen bei den Phyllocariden in beiden Paaren aus einem geknickten, dreigliedrigen Stiel, an den je eine vielgliedrige Geißel anschließt. Das dritte Stielglied der oberen Antenne setzt sich neben der Geißel noch in eine kurze ovale Platte fort, die wohl der zweiten Antennulengeißel der übrigen Thorakostraken entspricht.

Schizopoden und Dichelopoden haben ebenfalls an beiden Antennenpaaren je einen dreigliedrigen Stiel — die Größenverhältnisse der einzelnen Stielglieder zueinander sind großen Schwankungen unterworfen —, an den jedoch bei der Antennule zwei gleichartig gebaute, vielgliedrige Geißeln anschließen. Die Geißel der Antenne ist nur einfach. Am Basalglied des Antennenstiels entspringt eine den gesamten Stiel bedeckende Deckschuppe.

Bei den Cumaceen besitzt die Antennule ebenfalls einen dreigliedrigen Stiel, an den sich zwei wenig lange Geißeln anschließen, von denen die innere stets kürzer ist. Die Antenne hat beim Männchen einen zweigliedrigen Stiel ohne Deckschuppe und eine mehr oder weniger lange Geißel, beim Weibchen ist sie stark rudimentär und besteht aus einem stiellosen, weniggliedrigen, oder ganz ungliederten Stummel. Die Antennulen bei den Stomatopoden haben einen dreigliedrigen Stiel, dessen einzelne Glieder lang und schlank sind, und drei mäßig lange Geißeln; wesentlich schwächer ist stets die Antenne entwickelt: auf zwei kurze, dicke Basalglieder folgt einerseits eine Deckschuppe und anderseits eine kurze, mit zwei dünnen Stielgliedern versehene Antennengeißel.

Die Cumaceen und die Stomatopoden stehen sonach hinsichtlich ihrer präoralen Extremitäten isoliert; Schizopoden und Dichelopoden kommen in der Ausbildung der Augen und der beiden Antennenpaare den Dekapoden am nächsten; doch zeigen auch die Phyllocariden enge Beziehungen.

Die Mandibeln bestehen bei den Phyllocariden aus einer rechtwinklig vom Grundglied abgehenden einzelnen Kaulade und einem langen, dreigliedrigen Taster, dessen zweites Glied lappig verbreitert ist; bei den Schizopoden ist die Kaulade durch einen tiefen Einschnitt in einen gezähnten vorderen Incisorfortsatz und einen ungezähnten hinteren Molarfortsatz geteilt, der dreigliedrige Taster hat ein sehr kurzes Basalglied und ein verhältnismäßig großes zweites Glied; die Dichelopoden verhalten sich wie die Schizopoden, doch besteht keine Trennung der Kaulade in Incisor- und Molarfortsatz.

Bei den Cumaceen sind die Mandibeln sehr kräftig entwickelt; ein Taster fehlt ganz: doch ist ein kräftiger gezählter, zweiteiliger Incisorfortsatz gebildet, von dem unter einem rechten Winkel ein ebenfalls kräftiger Molarfortsatz sich abzweigt. Auch die Stomatopoden besitzen sehr stark differenzierte Mandibeln: von einem rechteckigen kräftigen Basalstück mit einer Höhlung zur Aufnahme von Muskeln entspringen zwei kräftige, beweglich befestigte, gezähnte Kauladen sowie ein kleiner dreigliedriger Taster. Diesen stärker differenzierten Mandibeln der Cumaceen und Stomatopoden gegenüber erinnern die der Dekapoden durch die einfache Entwicklung der meist zweigeteilten Kaulade und des dreigliedrigen Tasters, dessen Basalglied bei den primitiveren Formen ebenfalls das kürzeste und dessen zweites Glied das längste ist, am meisten an die der Schizopoden. Extrem angepaßte Natantier zeigen ähnlich den Dichelopoden eine Reduktion der gezähnten Kaulade. Auch bei den Brachyuren wird die Schneide glatt und einfach. Bei Natantiern kann schließlich wie bei den Cumaceen der Taster rückgebildet werden. Es zeigen sonach die Dekapoden unter sich eine Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Mandibeln, die die Verhältnisse fast sämtlicher übriger Thorakostraken wiederspiegelt; das ist sehr wohl verständlich, da die Dekapoden, wie in ihrer übrigen Organisation, so auch hinsichtlich der Nahrung die verschiedenartigste Differenzierung und Anpassung zeigen.

Den Mandibeln folgen durchweg zwei Maxillenpaare. Bei den Phyllocariden zeigt die erste Maxille eine in zwei randlich beborstete Lappen geteilte Kaulade, sowie einen sehr langen, schwach gekrümmten Taster, der gegen den Rückenschild zu gerichtet ist. Die zweite Maxille besteht aus einem rechteckigen, dreigelappten Kautheil, an den

ein zweigliedriger Taster und auf dessen Außenseite eine ungegliederte Lamelle sich anschließt. Das erste Maxillenpaar besteht bei Schizopoden ähnlich wie bei Phyllocariden aus zwei hintereinander liegenden Kauladen, doch fehlt fast stets ein Taster; die Schneide der Kauladen ist mit Borsten besetzt. Ähnlich gestaltet sind ferner die ersten Maxillen der Cumaceen: auch hier zwei hintereinander liegende beborstete Kauladen, nur daß ein Taster vorhanden ist, der aber herabhängt und in zwei lange Geißeln ausläuft. Bei den Dichelopoden fehlt der Taster, aber es sind drei hintereinander liegende Kauladen und ein breiter lamellöser Anhang vorhanden; die Dichelopoden zeigen also wesentlich kompliziertere Verhältnisse. Noch stärker differenziert ist die ebenfalls tasterlose, kleine erste Maxille der Stomatopoden, da die beiden vorhandenen Kauladen verschiedenartig entwickelt sind: eine vordere klauenförmige und eine hintere breit blattförmige. Ähnlich verhalten sich die zweiten Maxillen: bei den Cumaceen tasterlos mit drei Kauladen, zwei kleinen vorderen und einer großen hinteren, deren Schneide stachelbesetzt ist, bei den Schizopoden aus drei, einander teilweise überdeckenden, beborsteten Kauladen und einem kurzen, zweigliedrigen Taster gebildet und bei den Dichelopoden aus drei hintereinander liegenden gleichartigen Kauladen und einem vierten lamellosen Anhang. Verhältnismäßig beinförmig ist die zweite Maxille der Stomatopoden, in dem fünf lappenartige Glieder aufeinander folgen, denen sich außen eine dreigliedrige Parallelreihe — der Taster anschließt. — Bei den Dekapoden schließlich ist die erste Maxille stets klein, mit zwei Kauladen, von denen die vordere größer ist, und einem schwachen Taster versehen; die zweite Maxille besteht meist aus vier kleinen Kauladen — durch Teilung von zwei Kauladen entstanden — und dem Epipoditen. Die Phyllocariden und Schizopoden nähern sich also den Dekapoden am meisten, während Cumaceen, Dichelopoden und Stomatopoden etwas kompliziertere Verhältnisse aufweisen.

Wichtiger für die Systematik sind die Thorakalbeine. Bei den Phyllocariden sind sämtliche acht Paare vollkommen gleichartig entwickelt: sieben aufeinanderfolgende, distalwärts kleiner werdende Glieder, die ein tasterähnliches Gebilde darstellen, und eine dünnhäutige breite Lamelle, die sich an die beiden Basalglieder nach außen hin ansetzt. Bei den Schizopoden und Dichelopoden sind die Thorakalbeine als normale Spaltfüße entwickelt. Der Endopodit ist beinförmig, ursprünglich siebengliedrig, doch kann die Zahl durch Verschmelzung, bzw. Aufteilung in einzelnen verringert oder erhöht werden. Bemerkenswert ist, daß bei den Dichelopoden mitunter an einigen Thorakalbeinen der Endopodit ganz verkümmert. Der Exopodit besteht gewöhnlich aus einem lamellosen Basalglied und einer acht- bis zwölfgliedrigen Geißel, die meist Ruderborsten trägt. Eine vollkommen gleichartige Ausbildung sämtlicher acht Beinpaare kommt wohl in keinem Fall vor; das vorderste, meist die beiden vorderen, ja sogar die drei und vier vorderen Beinpaare können in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt sein, als *Pedes maxillares*; sie zeigen dann im allgemeinen Verkürzung und Verbreiterung des Endopodits und vielfach eine weitgehende Reduktion des Exopodits, ohne sich jedoch formell allzu stark vom Grundtypus des normalen Thorakalbeines zu unterscheiden; auch besteht nie eine scharfe Grenze zwischen Maxillarbeinen und Pereiopoden. Bei den Cumaceen sind stets die beiden vorderen Thorakopoden als Kieferfüße entwickelt: der Exopodit fehlt ganz; der Endopodit ist verhältnismäßig kurz, mit kleinem Basal-, sehr langem, zweitem und klauenähnlichem letztem Glied. Bei dem ersten Kieferfuß verbreitert sich das zweite Glied zu einer ovalen Lade. Die folgenden drei, vier oder mitunter noch mehr Thorakalbeinpaare sind als normale Spaltfüße mit siebengliedrigem Endo- und kleinerem, tasterförmigem Exopodit entwickelt, während den hintersten Thorakalbeinen der Exopodit

stets abgeht. Eigenartige Verhältnisse zeigen die Stomatopoden, indem hier die fünf vorderen Thorakopodenpaare zu Greiforganen, und damit gewissermaßen zu Maxillipeden umgebildet sind. Es sind siebengliedrige ziemlich lange Beine, denen ein Exopodit fehlt und deren letztes Glied klauenartig eingeklappt wird; bekannt ist die mächtige Entwicklung des zweiten Paares. Die drei hinteren Thorakalbeine sind nur klein und kurz, ein fünfgliederiger Endopodit mit einem kleinen Exopoditast.

Die Differenzierung der Thorakalbeine der Dekapoden in drei Maxillipeden- und fünf Pereiopodenpaare ist bekannt. Die Pereiopoden sind stets mit Ausnahme der degenerativ veränderten Natantier, reine Gehbeine ohne Exopoditen, ursprünglich sieben-, bei differenzierteren Formen vielfach sechsgliedrig. Demgegenüber sind die Maxillipeden als Spaltfüße entwickelt: der erste Kieferfuß hat nur Basis und Coxa in Form von Kauladen und einen tasterähnlichen Exopoditen; im zweiten Kieferfuß folgen auf die beiden Basalglieder stets ein fünfgliederiger Endopodit und ein Exopodit mit Stielglied und Geißel, die bei natanten Formen reduziert sein kann. Der dritte Maxilliped hat bei den primitiveren Formen einen kräftigen, beinähnlichen Endopoditen, der bei den höher differenzierten Formen mancherlei Modifikationen erleiden kann, und einen schwächeren Exopoditen. Der Spaltfußcharakter der Maxillipeden bei Dekapoden gemahnt an Schizopoden und Dichelopoden, während die Cumaceen und Stomatopoden mit ihren nur aus dem Endopodit bestehenden Kieferfüßen und die Phyllocariden, denen Kieferfüße ganz abgehen, mehr abseits stehen.

Sehr verschiedenartig sind die Abdominalbeine entwickelt. Bei den Phyllocariden sind die vorderen vier Paare als die eigentlichen Fortbewegungsorgane recht kräftig ausgebildet, als Spaltbeine mit kräftigem breitem Basalglied, an dem distal zwei Ruderlamellen inserieren; zwei weitere Paare, am fünften und sechsten Abdominalsegment sind nur als einästige, kurze Rudimente entwickelt. Bei den Schizopoden und Dichelopoden sind die fünf vorderen Pleopodenpaare gleichartig entwickelt und zwar als Spaltbeine mit einem kräftigen zweigliedrigen Basalteil, an dem zwei Borsten tragende Geißeln ansetzen. Bei den Männchen normal, sind sie bei den Weibchen meist rudimentär und höchstens einästig. Auch die Stomatopoden haben fünf unter sich gleichartig entwickelte vordere Pleopoden, die aus sehr charakteristisch, breit blattförmig entwickelten Spaltbeinen gebildet sind (ein breites Basalglied und zwei breite, daran anschließende Endglieder). Das sechste Abdominalbeinpaar zeigt bei Schizopoden, Dichelopoden und Stomatopoden prinzipielle Übereinstimmung, indem es teilhat an der Bildung eines Ruderschwanzfächers. Bei Schizopoden und Dichelopoden ist das Basalglied sehr kurz und breit, und die beiden daran anschließenden Spaltäste blattförmig oval, der äußere stets breiter als der innere; die Länge ist verschieden, teils länger, teils kürzer als das zum Telson umgestaltete siebente Abdominalsegment. Sehr eigenartig sind die Uropoden bei den Stomatopoden: das unpaare kurze quadratische Basalglied entsendet einen kräftigen Fortsatz zwischen den beiden Spaltästen, von denen der innere aus einer ovalen Lamelle, der äußere aus zwei gerundet rechteckigen Gliedern besteht. — Bei den Cumaceen ist stets das sechste Abdominalbeinpaar entwickelt, und zwar in Form eines rund griffelförmigen Basalgliedes, an das zwei zweigliedrige, spitz endigende Spaltäste inserieren. Die übrigen Abdominalsegmente sind entweder ganz oder zum größten Teil extremitätenlos. Die vordersten Segmente tragen vielfach rudimentäre Spaltbeine.

Die Differenzierung der Abdominalbeine in fünf Pleopoden und ein sechstes Uropodenpaar, wie sie den Schizopoden, Dichelopoden und Stomatopoden zukommt, kehrt bei den Dekapoden wieder. Die Pleopoden sind als Spaltbein mit zwei schmal blatt-

förmigen Spaltästen entwickelt, schließen also morphologisch am engsten an die der Schizopoden und Dichelopoden an. Die Uropoden sind breit blattförmig. Der Exopodit ist bei sämtlichen primitiveren und geologisch älteren Formen durch die Diäresis zweigliedrig, erinnert dadurch etwas an den zweigliedrigen Exopoditen der Uropoden bei Stomatopoden; dagegen fehlt der eigenartige, die beiden Spaltäste trennende Fortsatz des Basalgliedes.

Zusammenfassung. Hinsichtlich der Entwicklung der Augen herrscht große Gleichförmigkeit; nur die Cumaceen sind aberrant; auch die Antennen, Mandibeln und Maxillen zeigen relativ geringe Differenzen; verhältnismäßig nahe stehen sich Schizopoden und Dekapoden; Cumaceen und Stomatopoden zeigen stärkere Differenzierung, auch die Dichelopoden.

Mit Ausnahme der hierin isoliert stehenden Phyllocariden sind die Thorakalbeine die wichtigsten Bewegungsorgane. Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden stehen unter sich verhältnismäßig nahe. Aberrant sind die Stomatopoden.

Die Differenzierung der Abdominalbeine in 5+1 ist den Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Dekapoden gemeinsam. Bei den Phyllocariden sind die vier vorderen Paare als Hauptschwimmorgane sehr kräftig. Die Cumaceen verhalten sich aberrant durch weitgehende Reduktion.

### C. Respirationsorgane

Bei den Phyllocariden wird die Atmung teilweise zweifellos durch die Körperoberfläche besorgt. Daneben sind jedoch noch eigentliche Kiemen vorhanden, und zwar in Form breit lappiger Auswüchse von den Basalgliedern der Thorakalbeine. Ebenfalls an der Basis der Thorakalbeine befindliche Kiemenausstülpungen besitzen die Dichelopoden; dem ersten Thorakalbeinpaar im allgemeinen fehlend haben die folgenden Paare mehr oder weniger stark zerschlitzte und verästelte Kiemen, die am letzten oder den beiden letzten Paaren auch fehlen können. Bei den Schizopoden treten mitunter ähnliche, jedoch stets einfache Kiemen auf, häufiger fehlen die Kiemen an den Thorakalbeinen mehr oder weniger ganz; in solchen Fällen treten vielfach lamellöse, als Kiemen funktionierende Anhänge an den Pleopoden auf.

Eigenartig verhalten sich die Cumaceen, bei denen die Kiemen an sämtlichen Thorakalbeinen fehlen und nur am ersten Paar, das als Kieferfußpaar entwickelt ist, eine sehr große Kieme noch vorhanden ist. Diese Beschränkung der Kiemen auf ein Thorakalbeinpaar ist zweifellos eine sekundäre Reduktionserscheinung, wie auch das Fehlen der Kiemen bei den Schizopoden nicht als primär, sondern nur als degenerativ aufgefaßt werden kann. Bei den Stomatopoden kommen den fünf vorderen Thorakalbeinen nur rudimentäre Kiemenausstülpungen zu; in der Hauptsache wird die Atmung durch kräftig entwickelte Kiemenanhänge an den Pleopoden besorgt. Auch das ist zweifellos ein sekundärer Zustand: die Pleopodenkiemen treten in der Ontogenie sehr spät auf, während in den Jugendstadien die Atmung neben der Körperoberfläche vor allem durch die Kiemen der Thorakalbeine besorgt wird.

Bei den Dekapoden befinden sich bekanntlich die Kiemenanhänge primär an den Basalgliedern sämtlicher Thorakalbeine, werden aber vielfach an einzelnen Paaren, insbesondere an den vorderen Maxillipedenpaaren reduziert, während sie den Pereiopoden eigentlich stets zukommen. Die Dekapoden schließen dadurch am engsten an

die Dichelopoden und die Phyllocariden an, während die in dieser Hinsicht degenerativen Schizopoden sich abweichend verhalten. Aberrant sind auch hinsichtlich der Kiemen wieder die Cumaceen und Stomatopoden.

#### D. Zusammenfassung

Die Betrachtung der Rumpfgliederung, des Cephalothorax, der Extremitäten und Respirationsorgane, auf die wir uns hier beschränkten — die übrigen Organsysteme ergeben genau das gleiche Bild und würden daher nur wiederholen —, ergeben hinsichtlich der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Thorakostraken folgende erste Anhaltspunkte:

1. Die Phyllocariden verhalten sich in vielen Punkten ganz besonders primitiv, zeigen aber doch in manchen Merkmalen — z. B. der Ausbildung der Pleopoden usw. — eine ganz abweichende Spezialisationsrichtung gegenüber sämtlichen übrigen Thorakostraken.

2. Cumaceen und Stomatopoden zeigen in fast allen Punkten aberrantes Verhalten und aberrante Anpassungsrichtung. Beide scheiden dadurch aus der Vorfahrenreihe der Dekapoden aus.

3. Schizopoden und Dichelopoden zeigen unter sich sehr enge Beziehungen, geben aber auch viele Vergleichspunkte mit den Dekapoden. Die Schizopoden selber scheiden durch die starke Reduktion der Kiemen als degenerative Formen aus der unmittelbaren Vorfahrenreihe aus.

4. Es sind daher vor allem zu verfolgen an Hand des fossilen Materials die Phyllocariden, Schizopoden und Dichelopoden.

#### 2. Beziehungen zwischen Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden auf Grund der fossilen Reste

Betont sei nochmals, daß die Ausgangsform der Dekapoden eine reptante Form vom *Pemphix*-Typ war mit kräftigem, schwach dorsoventral abgeplattetem Karapax, mit einästigen Pereiopoden, denen ein Exopodit abging, mit wenig scharfer Grenze zwischen den drei Maxillipeden und den fünf Pereiopoden, mit Diäresis an dem Exopodit der Uropoden. Demgegenüber stellen Schizopoden und Dichelopoden ausgesprochen natante Typen dar, wie sie in den *Penaeidea* und *Eucyphidea* später auch innerhalb der Dekapoden gebildet werden, mit lateral komprimierter Körperform, schwachem Panzer, mit zweiästigen Pereiopoden, ohne scharfe Grenze zwischen Maxillipeden und Pereiopoden, ohne Zweiteilung des Exopoditen der Uropoden. —

Sichere Dichelopoden sind fossil nicht bekannt.

Schizopoden sind verschiedentlich beschrieben worden: aus dem oberen Malm die Gattungen *Elder* MÜNSTER und *Francocaris* BROILI; aus dem Callovien die Gattungen *Dollocaris* VAN STRAEL. und *Kilianicaris* VAN STRAEL.; aus dem Buntsandstein schließlich *Schimperella* BILL. Diese mesozoischen Formen sind in ihrer Zugehörigkeit zu den Schizopoden sicher. Mit recht großer Wahrscheinlichkeit dürften hierher auch noch *Palaeomysis* PEACH und *Teallicaris* PEACH aus dem Unterkarbon gehören. Die Schizopoden lassen sich demnach bis zum Unterkarbon zurückverfolgen, sind also wesentlich älter als die Dekapoden und könnten, unter diesem Gesichtspunkt gesehen, sehr wohl die wirklichen Vorfahren der Dekapoden sein. Die Kiemen sind bei diesen älteren Formen natürlich nicht bekannt; doch ist es naheliegend, daß sie noch nicht so stark reduziert waren, wie bei den rezenten Schizopoden. Es würde somit auch von dieser Seite keine prinzipielle Schwierigkeit bestehen. Eine Schwierigkeit liegt jedoch darin, daß all diese fossile Formen, wie auch die rezenten, extrem natante Anpassung zeigen mit all den dafür charakteristischen Merkmalen, während die primitivsten Dekapoden ausgesprochene Reptantier waren. Zwischen den primitivsten Dekapoden und den Schizopoden besteht sonach eine große Lücke, die um so ausgesprochener ist als ja die Schizopoden offensichtlich eine absteigende Entwicklungslinie darstellen (Kiemen!).

Nun kennen wir aus dem jüngeren Paläozoikum eine Reihe von Formen, die im allgemeinen zu den Schizopoden gestellt werden, sich von diesen aber doch in einer ganzen Reihe von Punkten unterscheiden. Diese scheinen für die vorliegende Frage von grundsätzlicher Bedeutung; sie seien daher kurz besprochen.

Die Gattung *Pygocephalus* HUXLEY ist in einer ganzen Reihe von Stücken aus dem englischen Karbon bekannt geworden, die jedoch alle nur die Unterseite erkennen lassen. Die Antennulen haben einen verhältnismäßig schlanken, langen dreigliedrigen Stiel; der Stiel der Antennen besteht aus drei kurzen, dicken Gliedern, eine breit ovale Antennenschuppe ist vorhanden. Die Mundgliedmaßen sind unbekannt. Von den Thorakalbeinen liegen sicher sieben Paare vor, die alle in Größe und Ausbildung sehr gleichartig sind: ein relativ kräftiger Endopodit und ein wesentlich kleinerer Exopodit. Die Pereiopoden sind also als typische Spaltbeine entwickelt. Da sie in der Siebenzahl vorhanden sind, kann

höchstens das vorderste Paar zu einem Kieferfuß umgestaltet sein. Die Abdominalbeine sind nicht bekannt. Nach den Pereiopoden liegt also ein typischer Schizopode, sicher jedoch kein Dekapode vor. Einer unmittelbaren Zureihung zu den Schizopoden widerspricht jedoch die Ausbildung des Schwanzes. Schon HUXLEY wies darauf hin, daß der sehr breite Schwanzfächer kein Analogon unter den Schizopoden habe, sondern eher an Stomatopoden erinnere. Ein Vergleich mit Stomatopoden kommt ja freilich nach der Ausbildung der Pereiopoden nicht in Betracht; auffällig bleibt aber die breit gerundete Ausbildung des Telson, dem sich ebenfalls breite Uropoden seitlich anschließen. Diese sind von HUXLEY einfach und ungeteilt gezeichnet, während später WOODWARD nach einem allerdings unsicheren Exemplar angibt, daß die Blätter der Uropoden durch Quernähte in verschiedene Glieder zerfallen. Abgesehen davon ist die breite Gestalt des Schwanzfächers die gleiche, wie sie von den Dekapoden bekannt ist. Dazu kommt noch die Ausbildung des Sternums. Eigentliche Sternalplatten gehen den Schizopoden ab, treten aber bei den Dekapoden — mit Ausnahme der extrem natanten Anpassungsformen — überall auf. In gleicher Weise finden wir sie auch bei *Pygocephalus* in Form breit hexagonaler Platten zwischen den Basalgliedern der Pereiopoden. Diesen beiden Merkmalen entspricht es, daß *Pygocephalus*, soweit sich das aus der Unteransicht beurteilen läßt, auch im übrigen ziemlich breit war; das Abdomen zum mindesten zeigt recht auffällige Breite; für den Karapax ist eine entsprechende Rechteckform anzunehmen. Ferner deutet die Tatsache, daß kein einziges Stück in Seitenlage erhalten ist, auf dorsoventrale Abplattung. *Pygocephalus* verbindet somit mit der Organisationsstufe der Schizopoden (Pereiopoden) Merkmale, die sonst nur bei reptanten Dekapoden wiederkehren (Schwanz, dorsoventrale Abplattung, breite Körperform, stark entwickeltes Sternum). Diese Merkmale deuten auf reptante Lebensweise.

Wesentlich weniger vollständig ist die gleichaltrige Gattung *Anthropalaemon* SALTER. Die Extremitäten sind nicht bekannt; dagegen liegen sämtliche bekannt gewordenen Stücke in Dorsalansicht vor. Antennulen und Antennen scheinen mit *Pygocephalus* übereinzustimmen. Der Karapax ist breit, rechteckig, mit geschwungenem Seitenrand, der vorn in einen Stachel ausläuft und dadurch eine scharfe Trennung zwischen Vorder- und Seitenrand bedingt. Das Abdomen ist verhältnismäßig kurz und annähernd



gleich breit, wie der Karapax. Telson und Uropoden scheinen mit den entsprechenden Teilen von *Pygocephalus* übereinzustimmen. Das ganze Tier zeigt dorsoventrale Abplattung. Sehr charakteristisch ist ein mächtig entwickeltes Rostrum, das sich scharf abgesetzt auch noch auf dem Karapax fortsetzt. Es läßt sich leider nach den Abbildungen nicht feststellen, ob dieses Rostrum fest mit dem Panzer verwachsen war oder nicht. Im Gesamthabitus

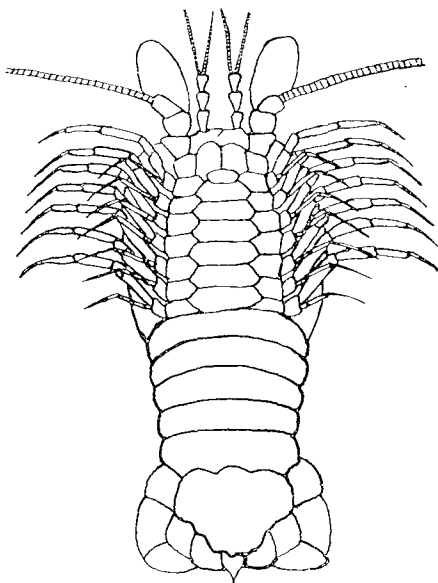


Fig. 61. *Pygocephalus Cooperi* HUXLEY, von der Unterseite, Rekonstruktion (n. WOODWARD), Karbon.

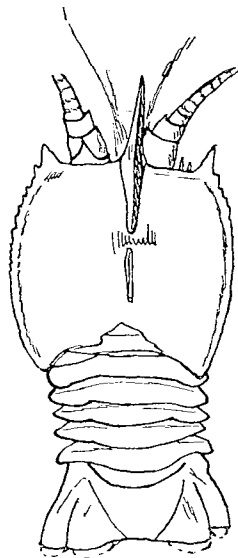


Fig. 62. *Anthrapalaemon Grossarti* SALTER (n. SALTER), Karbon.

erinnert *Anthrapalaemon* an die Eryoniden: und wie diesen dürfte auch der vorliegenden Karbongattung eine rein benthonische Lebensweise zukommen. Da den beiden Gattungen *Pygocephalus* und *Anthrapalaemon* die Verbreitung und sämtliche Eigenschaften, die sich bei beiden feststellen lassen, gemeinsam sind, wird der Gedanke nahegelegt, daß *Pygocephalus* nur die Unterseite von *Anthrapalaemon* darstellt. Zum mindesten sind beide Gattungen sehr nahe verwandt und ergänzen sich sehr schön zu einem Gesamtbild.

Ebenfalls aus dem Karbon stammt die Gattung *Crangopsis* SALTER (= *Palaeocrangon* SALTER). Extremitäten unbekannt; auch sonst ist diese Gattung recht ungenügend bekannt. Da

seitliche Lage im Gestein vorherrscht, dürfte der Karapax zylindrisch oder sogar schwach lateral komprimiert gewesen sein. Ein auf der Dorsalseite zugespitztes und gesägtes Rostrum — also ähnlich wie bei *Anthropalaemon* — soll vorhanden gewesen sein. Bemerkenswert ist, daß, wie bei den beiden besprochenen Gattungen der Schwanzfächer durch seine breit blattförmige Entwicklung Dekapodenhabitus, nicht Schizopodenhabitus zeigt. Entsprechend dem hohen Alter dürften die Pereiopoden auf einer ähnlich primitiven Organisationsstufe gestanden haben, wie bei *Pygocephalus*, d. h. also Schizopodencharakter zeigen.

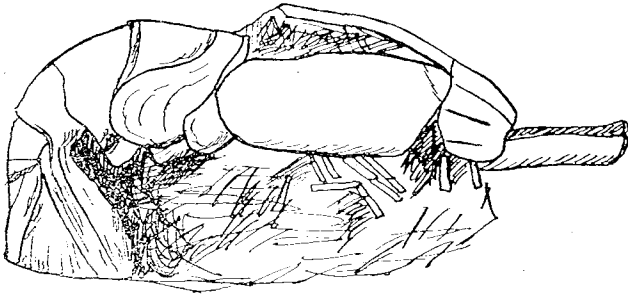


Fig. 63. *Palaeopalaemon*, Devon (n. HALL u. CLARKE).

Von sehr großer Bedeutung wegen ihres hohen Alters — Devon —, aber leider ebenfalls ungenügend bekannt ist die Gattung *Palaeopalaemon* WHITFIELD. Ein zylindrischer oder schwach seitlich zusammengedrückter Karapax umgibt den ganzen Kopf- und Brustteil. Der Karapax ist einheitlich und läßt keine Naht erkennen. Verziert ist er mit einigen Längskanten, und zwar einer medianen und zwei seitlichen. Das siebengliedrige Abdomen ist wenig höher als breit; die Epimeren der Abdominalsegmente greifen seitlich ziemlich weit herab. Die vordersten Segmente sind gleich breit, wie der Karapax, doch verschmälert sich das Abdomen nach hinten. Der Schwanzfächer ist breit und vom Habitus der Dekapoden. Das Telson ist allerdings nur schmal, spitz dreieckig, im Gegensatz zu dem breit rechteckigen Telson bei *Pygocephalus* und *Anthropalaemon*. Aber die Uropoden sind breit ovale Blätter: somit ist der Schwanzfächer in seiner Gesamtheit wesentlich breiter als die letzten Abdominalsegmente. Die Augen selber sind nicht erhalten, waren aber nach den Angaben von HALL und CLARKE gestielt. Von den Thorakalextrimitäten sind nicht identifizierbare Reste unterhalb des Seitenrandes des

Karapax zu erkennen, aus denen nur soviel hervorgeht, daß kräftige Gehbeine nicht vorhanden waren. Vermutlich waren es schizopodenähnlichen Spaltbeine. Ihre Anzahl läßt sich natürlich nicht feststellen, die Frage, ob und wieviel von den Brustbeinen als Maxillipeden ausgebildet waren, ist daher nicht zu beantworten. Auffallend sind zwei sehr kräftige, zylindrische und große Extremitätenglieder ganz vorne in der Mitte und nach vorne gerichtet. Sie sind wesentlich kräftiger als die Reste der Brustbeine. Man könnte an ein besonders stark entwickeltes vorderes Brustbein denken, nach Analogie mit den Scherenbeinen der Dekapoden. Wahrscheinlicher ist die auch von HALL und CLARKE gemachte Annahme, daß es sich um ein Stielglied der Antenne handelt.

Diese jungpaläozoischen Gattungen, denen schon vermöge ihres Alters besondere Bedeutung zukommt, nehmen somit eine charakteristische Zwischenstellung zwischen den Dekapoden und den Schizopoden ein, indem der feste und breite, mit Rostrum versehene Cephalothorax und der breite Schwanzfächer mit den Dekapoden gemeinsam sind, während die Ausbildung der Pereiopoden die Verhältnisse der Schizopoden zeigt. Eine Zureihung zu den Dekapoden ist daher ebensowenig möglich, wie eine solche zu den Schizopoden. Vielmehr handelt es sich um eine selbständige, diesen gegenüber stehende Ordnung von Thorakostraken, die nach der best bekannten Gattung als *Pygocephalomorpha* bezeichnet seien.

Ein Vergleich zwischen den Pygocephalomorphen und den primitivsten Dekapodenformen (*Pemphicoidea*) deutet auf unmittelbare Beziehungen. Der zylindrische bis schwach dorsoventrale Karapax der *Pemphicoidea* kehrt hier wieder, ebenso das Rostrum, die Bildung eines breiten Schwanzfächers aus dem Telson und den zu Uropoden umgestalteten Spaltbeinen des sechsten Abdominalsegments. Die Differenzierung von drei Maxillipedenpaaren gegenüber den Pereiopoden fehlt im einen Fall (*Pygoceph.*) noch und ist im andern (*Pemph.*) ganz orimentär; ebenso sind die noch einfachen Spaltbeine der älteren Gruppe zu noch kaum differenzierten Gehbeinen unter Verlust des Exopoditen reduziert. Da beiden Gruppen zweifellos die gleiche Lebensweise zukam als benthonischen Schlammbewohnern, ist eine gleichsinnig, orthogenetisch verlaufende, fortschreitende Anpassung an eben diese Lebensverhältnisse, die zu einer allmählichen Reduktion der Schwimfußäste, und damit folgerichtig zu den *Pemphicoidea* führen mußte, wahrscheinlich. Mit

andern Worten: da die Rückbildung des Schwimmfußastes nur bei benthonisch lebenden Formen möglich ist, für natante Formen, bei denen der Schwimmfußast in dauernder Funktion steht, aber ausgeschlossen werden muß, können nur die benthonischen Pygo-

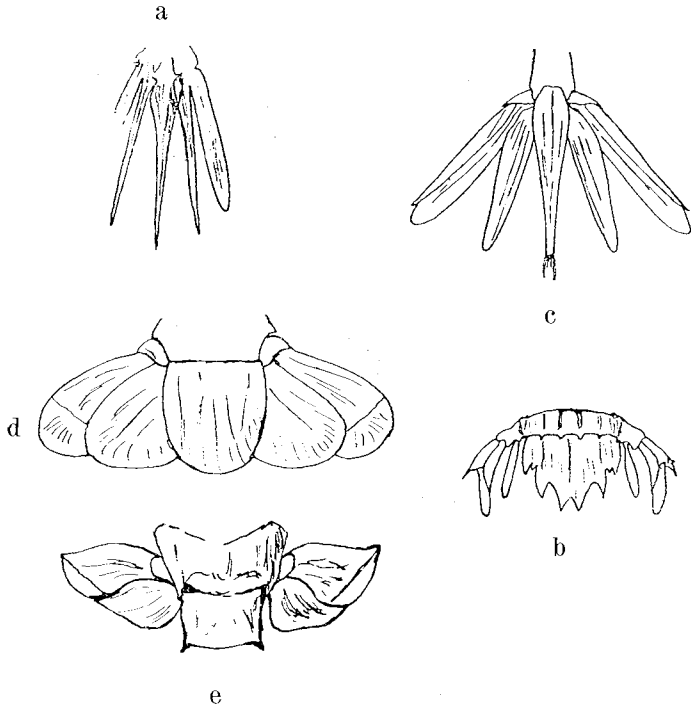


Fig. 64. Schwanzfächer von Malakostraken: a *Euphausia* (*Dichelopoda*); b *Squilla* (*Stomatopoda*); c *Parapandalus* (*Decapoda*, *Eucyphidea*); d *Penphix* (*Decapoda*, *Palinura*); e *Nephrops* (*Decapoda*, *Nephropsidea*).

cephalomorphen, unter keinen Umständen aber die natanten Schizopoden und Dichelopoden die Vorfahren der Dekapoden sein.

In gleicher Richtung deutet die Bildung des Schwanzfächers. Dieser ist nur verständlich als Anpassungsmerkmal bei benthonisch reptanter Lebensweise. Darauf deutet zunächst einmal die Tatsache, daß die reptanten *Palinura* einen breiten und kräftigen Schwanzfächer besitzen, ebenso die reptanten Erymiden, Astacuren, Thalassiniden, Galatheiden, daß aber die natanten Penaeiden, Stenopiden und Eucyphiden nur einen schmalen Schwanz-

fächer haben. Die Uropoden werden schmal und langgestreckt und sind um so schmaler, je einseitiger die betreffende Gattung natant pelagisch angepaßt ist: so sind innerhalb der *Penaeidea* die Uropoden der Sergestiden im Durchschnitt schmaler als bei den Penaeiden, und innerhalb der Sergestiden wiederum besitzen die Luciferinen schmalere Uropoden als die Sergestinen. Und wenn bei den Stomatopoden der Schwanzfächer relativ breit ist, so finden wir bei Dichelopoden und Schizopoden ganz auffällig schmale Uropoden. Und abgesehen von diesen Tatsachen ist auch theoretisch schwer vorstellbar, weshalb bei natanter Lebensweise, wobei die Ruderbewegung durch die gleichartig ausgebildeten Abdominal- bzw. Thorakalbeine ausgeführt wird, das letzte Beinpaar eine besondere Differenzierung erfahren haben soll, eine Differenzierung zudem, durch die dieses Beinpaar aus der Ruderbewegung ausgeschaltet wurde. Tatsächlich verlieren denn auch bei den natanten Formen die Uropoden den Uropodenhabitus weitgehend und nähern sich formell stark den Abdominalbeinen — so zahlreiche Mysideen und Eucyphiden. Auf der andern Seite aber ist diese besondere Differenzierung des hinteren Abdominalbeinpaars von ganz besonderer Bedeutung für die benthonischen Formen, da dadurch nach Aufgabe der eigentlichen Schwimmfähigkeit ein rasches, stoßartiges Rückstoßschwimmen ermöglicht wird.

Wenn durch diese Feststellungen auch von dieser Seite wieder erhärtet wird, daß die natanten Dekapoden abgeleitete, degenerative Seitenlinien sind und die reptanten *Palinura* die zentrale Ausgangsgruppe darstellen, so fällt durch sie auch ein bedeutsames Licht auf die Stellung der Schizopoden und Dichelopöden. Beide Gruppen besitzen einen Schwanzfächer, der allerdings in Rückbildung begriffen ist, und damit ein Merkmal, das auf ursprünglich reptante Anpassung hindeutet. Die Uropoden der Schizopoden und Dichelopoden sind nur als Relikt zu verstehen. Was nun die Stammformen betrifft, so liegen die Verhältnisse für die Schizopoden relativ klar: Die Ausbildung der Pereiopoden der Schizopoden zeigt so weitgehende Übereinstimmung mit denen der Pygocephalomorphen, daß die Schizopoden nur von diesen ableitbar sind, zudem da auch das geologische Auftreten vom Karbon ab, derartige Beziehungen bestätigt. Die Schizopoden verhalten sich demnach zu den Pygocephalomorphen genau so wie die *Trichelida* und *Anomocarida* zu den reptanten *Palinura*.

Die Dichelopoden stehen dadurch, daß der Karapax mit sämtlichen Thorakalsegmenten verwachsen ist, und durch die Entwicklung der Kiemen auf einer höheren Organisationsstufe. Das legt, da ja die Schizopoden eine absteigende Linie repräsentieren, den Gedanken nahe, daß sie auf etwas höherer Organisationsstufe diese abgespalten sind, in einer Periode, da die Pygocephalomorphen schon wesentlich mehr dem Dekapodentyp genähert waren.

Daraus resultiert folgendes Gesamtbild:

1. Die Pygocephalomorphen sind eine reptant angepaßte, benthonisch lebende Thorakostrakenordnung, auf schizopodider Organisationsstufe stehend, aber infolge der benthonischen Lebensweise dem reptanten Dekapodenhabitus stark angenähert.

2. Orthogenetische Weiterbildung, gleichsinnig fortschreitende Anpassung führt zu einer allmählichen Rückbildung der bei benthonischer Lebensweise funktionslosen Organe: der Schwimmfüße; außerdem bedingt die Lebensweise eine Verwachsung des Karapax mit dem gesamten Thorax. Dadurch bildet sich der primitive *Pemphix*-Typus heraus.

3. Von dieser zentralen Stammlinie spalten von Zeit zu Zeit degenerative Seitenlinien ab, die sich infolge natanter Anpassung mehr und mehr von dem reptanten Grundtypus entfernen, und zwar umso weiter auf je früherem Stadium die Abspaltung erfolgt.

4. Auf dem schizopodoiden Entwicklungsstadium spalten ab die Schizopoden, zu einer Zeit, als Thorax und Karapax noch unvollständig verwachsen waren. Etwas später — nachdem diese Verwachsung schon vollständig war — die Dichelopoden (nicht ausgeschlossen ist, daß die Dichelopoden auf einem ganz primitiven Dekapodidstadium abspalten und die Exopodite eine sekundäre Rückentwicklung darstellen, ähnlich wie bei vielen Eucyphiden).

5. Auf dem Dekapodidstadium schließlich spalten ab die *Trichelida* und *Anomocarida*.

6. Bemerkenswert ist, daß diese absteigenden Linien stets in den Zeiten abspalten, in denen der zentrale Hauptstamm grundsätzliche Veränderungen durchmacht: Gleichzeitig mit der Bildung des Brachyurentyps entstehen die *Anomocarida*, mit dem *Pemphix*-Typ entstehen die Tricheliden, gleichzeitig mit der Verwachsung von Karapax und Thorax bilden sich die Dichelopoden, und mit der Bildung des Hauptstamms er-

scheinen auch die Schizopoden. Die fortschreitende Umbildung des Hauptstamms und die Abspaltung der Seitenlinien dürfte demnach in innerem Zusammenhang stehen.

### 3. Herkunft der *Pygocephalomorpha*

Die Cumaceen mit ihrem stark reduzierten, nur noch unpaar entwickelten Auge, sowie den stark reduzierten Abdominalbeinen, ebenso die Stomatopoden mit ihren extrem und aberrant differenzierten Thorakalbeinen scheiden als mögliche Ausgangsgruppe für die Pygocephalomorphen von vornherein aus. Es bleibt die Gruppe der Phyllocariden. Echte Phyllocariden sind fossil nicht bekannt und auch kaum zu erwarten, da ja der ganze Panzer nur chitinös ist, und demnach normalerweise nicht fossil erhaltungsfähig. Dagegen sind phyllocaridenähnliche Formen aus dem Palaeozoikum in größerer Menge bekannt geworden, so die Gattungen *Hymenocaris* SALTER (Kambrium), *Ceratiocaris* M. COY (Silur), *Echinocaris* WHITFIELD (Devon), *Nahecaris* JAEKEL (Devon), um nur einige wenige zu erwähnen. Wenn vielfach, insbesondere früher, diese fossilen Formen mit den rezenten Phyllocariden (= Leptostraken) unmittelbar vereinigt wurden, so hat doch schon GERSTAECKER in BRONNS Klassen und Ordnungen mit vollem Recht ausdrücklich darauf hingewiesen, daß eine unmittelbare Vereinigung nicht in Frage käme; auch POMPECKJ weist auf den großen, durch keine Verbindungsglieder ausgefüllten Zeitraum hin und v. STROMER faßt die paläozoischen Formen als *Archaeostraca* zusammen und stellt sie den rezenten Leptostracern (*Nebalia*) gegenüber, da in der sehr stark wechselnden Segmentzahl und der Ausbildung des Endsegments grundsätzliche Unterschiede bestehen.

Die Organisation dieser Archaeostraken ist noch wenig bekannt. Der Karapax ist zweiklappig oder einheitlich, wobei sämtliche Übergänge bestehen. Im einzelnen ist die Ausbildung sehr variabel; neben einfachen *Nebalia*-ähnlichen Formen, wie z. B. *Ceratiocaris* MC.COY und *Elymocaris* BEECHER und anderen treten Formen auf, bei denen der Karapax stark mit Höckern verziert ist, wie z. B. *Echinocaris* WHITFIELD u. a. und schließlich kann der Panzer auch noch in verschiedener Weise mit Längskanten verziert sein, wie bei den *Tropidocaris* BEECHER, *Mesothyra* HALL und CLARKE u. a. Ein Rostrum ist in den meisten Fällen vorhanden, und wie bei den Nebalien als freie, nicht fest mit dem Karapax verwachsene Platte. — Die Thorakalsegmente waren

zweifellos mit dem Karapax nicht verwachsen. Die Anzahl der Segmente ist nur in seltenen Fällen bekannt, sie scheint im einzelnen verschieden gewesen zu sein. Der Hinterrand des Panzers ist dorsal wie bei den Nebalien vielfach stark ausgebuchtet und läßt nicht allein die vorderen Abdominal-, sondern wohl auch noch mitunter einige Thorakalsegmente dorsal frei liegen.

Sehr charakteristisch und durchaus abweichend von den Leptostraken ist die Ausbildung des letzten Abdominalsegmentes. Bei den Nebalien endigt es, wie erwähnt, in zwei spitze Fortsätze; bei den Archaeostraken läuft es in einen langen medianen Stachel

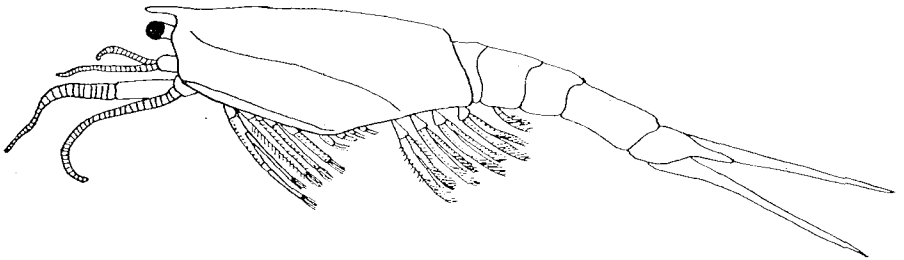


Fig. 65. *Phyllocarida*, *Naheccaris* JAECKEL, Devon, Rekonstruktion (u. BROILI).

aus und seitlich davon tritt jederseits noch ein weiterer, ebenso kräftiger Stachel auf; der Schwanz ist sonach dreispitzig, ermangelt aber ebenso wie bei den Nebalien eines Schwanzfächers. Bei den ältesten Formen ist der Schwanz sogar vier- bis sechsspitzig.

Häufig ist im vorderen Teil des Panzers, jederseits vom Hinterrand des Rostrums, ein rundlicher Höcker, der gewöhnlich als Augenhöcker gedeutet wird. Ist diese Deutung richtig, so wäre auch dieses Merkmal ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Leptostraken, da diese ja wohl entwickelte gestielte Augen besitzen, die unter dem Rostrum nach vorn aus dem Panzer heraustreten. Aber, wie auch schon HENNIG betonte, liegen diese Höcker viel zu weit hinten für Augenhöcker, abgesehen davon, daß sie vielfach auch ganz fehlen. Überdies konnte aber BROILI neuerdings — nach freundlicher persönlicher Mitteilung von Herrn Professor BROILI — auch normale gestielte Augen bei *Naheccaris* feststellen, und zwar in der gleichen Lage, wie sie auf der durch BROILI gegebenen Rekonstruktion hypothetisch eingezeichnet worden sind. Das Auge entspricht sonach nach Lage und Ausbildung dem Auge von *Nebalia*; außerdem konnte BROILI zeigen,



daß der Exopodit der Antenne nicht als Deckschuppe, sondern in Form einer zweiten Antennengeißel ausgebildet war. Wie die Antenne war bei *Nahecaris* auch die Antennula zweigeißlig; bei *Nebalia* ist die zweite Geißel der Antennula nur noch rudimentär vorhanden.

Die Thorakalbeine, die an den Stücken von *Nahecaris*, die HENNIG vorlagen, nicht sicher erkennbar waren, konnte an späteren Exemplaren BROILI bekannt machen. Demzufolge besteht der Thorax — wie bei den rezenten Nebalien und Malakostraken überhaupt — aus acht Segmenten, von denen jedes ein Beinpaar besitzt. In Übereinstimmung mit *Nebalia* fehlt eine Umbildung des oder der vorderen Thorakalbeine zu sekundären Mundextremitäten, immerhin deutet das Vorhandensein eines Exopoditastes am vordersten Thorakopodenpaar im Gegensatz zu den folgenden Paaren eine besondere Funktion dieses vorderen Paares — vermutlich im Dienst der Nahrungsaufnahme — an. Die übrigen Thorakopoden scheinen einästig gewesen zu sein; sie waren relativ kräftig und dienten vermutlich noch als Fortbewegungsorgane. Von den Pleopoden sind — in Übereinstimmung mit *Nebalia* — die vier vorderen Paare als schlanke, aber wohl entwickelte Spaltbeine ausgebildet.

Die kambrische Gattung *Hymenocaris* SALTER zeigt neben weitgehenden Ähnlichkeiten doch auch manche Unterschiede von *Nahecaris*; so sind dort die Thorakopoden stets zweiästig entwickelt; der Schwanz ist nicht mit nur drei Stacheln, sondern mit vier bis sechs versehen. Auch sonst dürften in Wirklichkeit zwischen den verschiedenen als Archaeostraken beschriebenen Formen noch mannigfache Unterschiede bestehen, die sich vorläufig, da wir von den Extremitäten im allgemeinen noch zu wenig wissen, nur noch nicht erfassen lassen können. Abgesehen davon stimmen aber die gesamten als Archaeostraken bestimmten und beschriebenen Formen in einer Reihe grundsätzlicher Merkmale überein, so die Art des Karapax, die Ausbildung des Telson und der Furka, außerdem relativ kräftige Magenzähne, die Ausbildung der Thorakopoden als Fortbewegungsorgane. Eine Zusammenfassung all dieser Formen als *Archaeostraca* scheint daher vorläufig durchaus zweckmäßig.

Damit läßt sich zusammenfassen, daß die Archaeostraken in den Grundzügen ihrer Organisation weitgehend mit den Leptostraken übereinstimmen (Ausbildung des Karapax, gestielte Augen, Vorhandensein der Furka, Schmalheit des Abdomens im Gegensatz

zum Karapax, stärkere Entwicklung der vier vorderen Pleopodenpaare), daß sie aber in einer Reihe von Punkten auch grundsätzlich abweichen (Drei- oder Mehrspitzigkeit des Schwanzendes, Ausbildung der Thorakalbeine als Fortbewegungsorgane, Zweigeißligkeit von Antennula und Antenne, vielfach wechselnde Segmentzahl). Wenn das letztere Merkmal an Entomostraken erinnert, so sind doch engere Beziehungen zu diesen auszuschließen, da das Abdomen kräftig entwickelt und mit Extremitäten versehen ist — offenbar mit Ausnahme von *Hymenocaris* —, während es bei den Entomostraken starke Rückbildung zeigt und stets extremitätenlos ist.

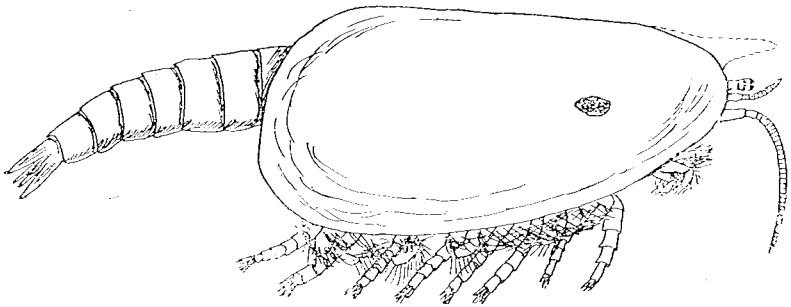


Fig. 66. *Hymenocaris* (*Phyllocarida*), Mittelkambrium (Rekonstruktion n. d. Abbild. WALCOTTS).

Die Archaeostraken gehören sonach trotz äußerlicher Ähnlichkeit mit Entomostraken zweifellos der Entwicklungsgruppe der Thorakostraken an. Wechselnde Segmentzahl, kräftigere Entwicklung der Thorakalbeine, Zweigeißligkeit von Antennula und Antenne sind primitive Merkmale.

Daß die Leptostraken die unmittelbaren Abkömmlinge der Archaeostraken sind, dürfte aus dem Gesagten schon hervorgehen. Die Phyllocariden in ihrer Gesamtheit zeigen also ihre Hauptentfaltungperiode im Palaeozoikum mit der Gruppe der Archaeostraken, bei denen der Karapax schon typisch entwickelt war, die Thorakalbeine noch nicht reduziert waren, die Abdominalbeine anscheinend noch keine besonderen Differenzierungen erkennen ließen. Die Leptostraken stellen nur noch ein letztes, stark degenerativ spezialisiertes Relikt dieser palaeozoischen Gruppe dar: die Thorakalbeine sind meist zu Kiementrägern reduziert, die Bewegung wird nur noch von den vier vorderen, besonders differenzierten Ab-

dominalbeinen besorgt; der Telsonstachel des letzten Abdominal-segments ist verloren gegangen. Infolge der geringeren Größenentwicklung zeigt schließlich auch der Triturationsapparat des Kaumagens Reduktionserscheinungen.

Wie verhalten sich die Phyllocariden zu den Pygocephalomorphen? Daß die Leptostraken als Vorfahrenformen für die Pygocephalomorphen nicht in Frage kommen, ist offensichtlich; denn während hier, wie bei sämtlichen höheren Thorakostraken die Thorakalextrimitäten die Hauptentwicklung zeigen, sind diese dort reduziert zu einfachen Kiementrägern. Anders die Archaeostraken: hier waren auch die Thorakalbeine noch normal entwickelt, eine schizopodenähnliche Differenzierung also noch möglich. Dazu kommt eine starke formelle Annäherung: der älteste Pygocephalomorphe, der devonische *Palaeopalaemon*, besitzt auf dem zylindrischen, ziemlich hoch gewölbten Karapax einige kräftige Längskanten; eine ganz ähnliche Verzierung mit Längskanten zeigt die devonische Archaeostrakengruppe der *Rhinocaridae*. Für *Nahecaris* hat ja schon HENNIG aus eben diesem Grunde auf die auffällige Ähnlichkeit mit *Palaeopalaemon* hingewiesen. Auch der relativ breite, kurze dreieckige Telsonstachel erinnert an diese Gattung. Grundsätzliche Unterschiede neben diesen Ähnlichkeiten liegen in dem breiten Schwanzfächer und dem breiteren Abdomen von *Palaeopalaemon*, beides Merkmale, die auf die Fähigkeit des Rückstoßschwimmens deuten, die den Archaeostraken mit ihrem schmalen Abdomen und den Schwanzstacheln natürlich abgeht. Zwar waren auch die Archaeostraken größtenteils sicher benthonische Formen. Der kräftige, vielfach dorsoventral abgeplattete Karapax, das Fehlen eigentlicher Ruderorgane — weder die Antennen, wie bei den Entomostraken, sind als Ruder entwickelt, noch scheinen größere Ruderbeine vorhanden gewesen zu sein — deutet in dieses Richtung. Die Fortbewegung auf dem Boden ging wohl weitgehend springend vor sich, mit Hilfe der stets kräftigen Schwanzstacheln, die als Springstacheln benützt wurden. Nun zeigen aber gerade die Rhinocariden, z. B. *Mesothyra* ein relativ breites und kurzes Abdomen und am Innenrand der seitlichen Schwanzstacheln eine dichte Borstenreihe, so daß diese uropodenähnlich verbreitert sind. Das macht es wahrscheinlich, daß das Abdomen gelegentlich nach der Art makrurer Dekapoden als Ruderschwanz zum Rückstoßschwimmen benützt wurde. Die devonischen Rhinocariden zeigen sonach biologisch habituell, wie auch morphologisch

eine deutliche Annäherung an *Palaeopalaemon*, bzw. eine auf Pygocephalomorphen hindeutende Entwicklungstendenz. Das kann aber praktisch nur bedeuten, daß die Wurzel der Pygocephalomorphen bei den Rhinocariden oder in deren Nähe zu suchen ist.

Schon innerhalb der Archaeostraken hat eine Sonderung in verschiedener Richtung stattgefunden. Wenn die primitivsten Formen wohl pelagische Formen waren — die Bildung und Art des Karapax deutet darauf hin —, so ging mit dem allmählichen Größerwerden ein Teil desselben zu mehr benthonischer Lebensweise über; der Panzer wurde mehr dorsoventral abgeplattet, er brauchte den Körper nur noch von der Dorsalseite her zu schützen, nicht mehr allseitig wie bei pelagischer Lebensweise. Als Folge dieser Anpassung wurde schließlich die Fähigkeit des Rückstoßschwimmens erworben, die zu einer Rückbildung der Abdominalextremitäten und einer verstärkten Ausbildung der Thorakalbeine Anlaß geben mußte. Die übrigen Archaeostraken verharrten bei der ursprünglichen Lebensweise; ein Anstoß zu Neubildungen, zu Neuanpassungen fehlte und dementsprechend blieb die lateral komprimierte Gesamtform erhalten. Die Beine, die dem Rande des Karapax am nächsten lagen und daher auch am weitesten hervorragten wurden zu Ruderorganen, das sind die Extremitäten der vorderen Abdominalsegmente, während die Thorakalbeine, die nur mit ihren distalen Enden aus dem Panzer hervorragten und daher als Ruderorgane nur geringe Wirkung ausüben konnten, eine starke Rückbildung durchmachten.

Bestätigend in der gleichen Richtung ist es, daß der bei den Phyllocariden typisch auftretende und bei der Zweiklappigkeit der

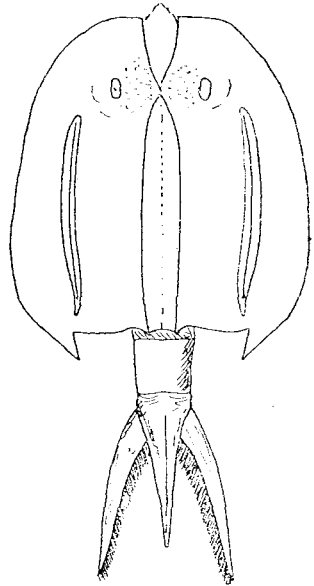


Fig. 67. *Phyllocarida*, *Mesothyra*  
(n. HALL u. CLARKE, verkleinert). Den  
Borstenbesatz des „Schwanzfächers“ dieser  
dorsoventral abgeplatteten, benthonisch  
lebenden Form zeigend.

Schale auch funktionell notwendige Schalenschließmuskel als Rudiment bei den primitiveren Dekapoden noch vorhanden ist und bei den Paranephropsiden sogar noch in Funktion stand, wie an anderer Stelle gezeigt werden konnte, während bei den nicht in der Linie der unmittelbaren, orthogenetischen Weiterbildung liegenden Schizopoden und Dichelopoden dieser Muskel fehlt, also schon vollkommen reduziert ist; auch diese Tatsache spricht dagegen, daß die Dekapoden über Schizopoden und Dichelopoden sich aus den Phyllocariden entwickelt haben. Weiterhin spricht in dieser Richtung, daß die Ontogenie der Leptostraken ganz auffällige Übereinstimmung zeigt mit der Ontogenie der Schizopoden, also der Thorakostrakenordnung, die auf der gleichen Organisationsstufe steht wie die Pygocephalomorphen, die unmittelbaren Abkömmlinge der Phyllocariden.

Die Gesamtheit der als Thorakostraken, bzw. Podophthalmen zusammengefaßten Formen läßt sonach zwei Hauptetappen der Entwicklung erkennen, die erste, die Phyllocariden-Hauptentfaltung im Palaeozoikum, postpalaeozoisch nur noch die wenigen degenerierten Reliktformen der Leptostraken, mit zweiklappigem, den Körper entomostrakenähnlich umschließendem Karapax, im Gegensatz zum Panzer schmalem Abdomen und Schwanzstacheln, und die zweite (Pygocephalomorphen, Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden), — Hauptentfaltung vom Mesozoikum an — mit dem am Kopf und Thorax fest anliegenden Panzer, breitem Abdomen und Schwanzfächer.

#### 4. Stellung der Cumaceen, Stomatopoden und Syncariden

Allen drei Gruppen fehlt ein den gesamten Thorax umfassender Panzer, es geht ihnen also das eigentliche Charaktermerkmal der Thorakostraken ab; auf der andern Seite zeigen sie in ihrer Organisation und der Ausbildung der Extremitäten, wie auch in der Einteilung des Körpers in einen einheitlichen Kopf, acht dem Thorax und sieben dem Abdomen angehörigen Segmente so weitgehende Übereinstimmung mit den eigentlichen Thorakostraken, daß an ihrer Zugehörigkeit zu diesen noch kaum einmal gezweifelt wurde. Auch das Merkmal der gestielten Augen, das allein für die Thorakostraken charakteristisch ist, kommt wenigstens den Stomatopoden und Syncariden zu; bei den Cumaceen fehlt es, aber wohl bloß im Zusammenhang damit, daß die Augen bei diesen ausgesprochenen Nachttieren in Rückbildung begriffen sind. Wie

verhalten sich diese drei Ordnungen zu den Thorakostraken? Stellen sie, wie vielfach angenommen wird, Vorstufen zu diesen dar, die hinsichtlich der Cephalothoraxentwicklung noch primitiver sind? Mit den im Vorhergehenden gewonnenen Zusammenhängen steht diese Annahme im Widerspruch; denn es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die entomostrakenähnliche Schale der Phyllocariden als ganze erworben wurde, und zwar wie bei den Entomostraken als Anpassung an die pelagische Lebensweise, um bei diesen schwimmenden Formen, den Körper möglichst allseitig zu schützen. Der Karapax müßte sonach bei den drei zur Diskussion stehenden Ordnungen entweder reduziert sein, oder aber die oben skizzierte Herleitung der Dekapoden würde nicht der Wirklichkeit entsprechen. Die Frage nach der Stellung dieser Gruppen ist also für die vorliegende Frage von grundsätzlicher Bedeutung.

Rein theoretisch ist hierzu zu bemerken: ein einheitlicher, den Körper ganz oder großenteils umschließender Karapax ist ein Anpassungsmerkmal an pelagische, frei schwimmende Lebensweise, wie bei den Phyllocariden, so auch bei den Entomostraken; bei rein benthonischen Formen ist ein derartiger Karapax hinderlich und kann daher auch nicht entstehen. Vielmehr ist eine möglichst große Beweglichkeit der einzelnen Segmente gegeneinander zweckmäßig, wie leicht einzusehen. Primär benthonische Crustaceen, wie die Trilobiten besitzen demnach außer den verschmolzenen Kopfsegmenten keinen Karapax. Gehen nun pelagische Formen mit großer, den Körper umhüllender Schale zu benthonischer Lebensweise über, so bestehen zwei grundsätzlich verschiedene Möglichkeiten: entweder der Karapax geht verloren und die Beweglichkeit der Segmente wird wieder hergestellt, oder aber der Karapax bleibt erhalten, beschränkt sich aber auf die Dorsalseite und läßt die Ventralseite frei und verwächst fest mit den einzelnen Segmenten, bildet also ein festes, unmittelbares Hautskelett; diesen zweiten Weg haben die Dekapoden eingeschlagen. Bildung eines Cephalothorax durch allmählich fortschreitende Verwachsung der Körpersegmente ist sonach unwahrscheinlich. Wenn dadurch auf der einen Seite die geschilderte Herleitung der Thorakostraken im engeren Sinne (Phygocephalomorphen, Schizopoden, Dekapoden) auch von diesem Gesichtspunkt aus bestätigt wird, so wird auf der andern Seite der Gedanke nahegelegt, daß bei Syncariden, Cumaceen und Stomatopoden der Panzer rückgebildet ist.

Tatsächlich haben wir nun ein Merkmal, das diese Ansicht zu stützen vermag, das sind die gestielten Augen. Primär sind bei den Crustaceen die Augen nicht gestielt; so haben die Entomostraken und die Trilobiten sitzende Augen. Irgend ein Anlaß, die Augen durch einen Augensiel beweglicher zu gestalten, liegt auch nicht vor, solange der Kopf gegenüber dem Thorax frei beweglich ist. Sobald jedoch durch die Bildung des Panzers der Kopf seine freie Beweglichkeit verliert, wird das Gesichtsfeld stark eingeschränkt, ein Mangel, der durch die Bildung der Augensiele wieder ausgeglichen wird. Die gestielten Augen der Podophthalmen sind sonach als unmittelbare Reaktion auf die Bildung des Karapax entstanden. Vorhandensein gestielter Augen deutet auf ursprüngliches Vorhandensein eines Cephalothorax.

Den Syncariden fehlt ein Cephalothorax vollkommen. Der einheitliche Kopfpanzer ist durch eine Nackenfurche in zwei Abschnitte geteilt und umfaßt sechs Segmente, außer den beiden Antennen-, dem Mandibel- und den beiden Maxillensegmenten noch ein Segment mit einem Paar Maxillarfüßen; das vorderste Thoraxsegment ist sonach noch in den Kopf einbezogen. Über den Antennulen befinden sich die gestielten Augen. Infolge der Zuziehung des ersten Thoraxsegments zum Kopf sind noch sieben freie Thoraxsegmente vorhanden, deren Extremitäten als normale Spaltbeine vom Typus der Schizopoden ausgebildet sind. Von den sieben Abdominalsegmenten tragen die fünf vorderen normale, als Spaltbeine entwickelte Pleopoden, ebenfalls vom Typus der Schizopoden; das siebente Segment ist als Telson extremitätenlos, die Extremitäten des sechsten Paares sind als Uropoden ausgebildet und bilden mit dem Telson zusammen einen Schwanzfächer. Die Kiemen sind als Anhänge an den Coxopoditen der Thorakalbeine entwickelt. Die Ausbildung der Extremitäten zeigt demnach starke Anklänge an Schizopoden und Pygocephalomorphen. Fossil sind die Syncariden in einer Anzahl von Gattungen aus dem Karbon und dem Rotliegenden bekannt, und zwar aus Süßwasserablagerungen, wie auch die rezenten Syncariden Süßwasserbewohner sind. Die auffällige Übereinstimmung mit Pygocephalomorphen und Schizopoden deutet auf Verwandtschaft mit diesen, das Vorhandensein gestielter Augen auf Vorhandensein eines Karapax bei den Stammformen. Herleitung von einer dieser beiden Ordnungen dürfte demnach anzunehmen sein, und zwar dürften aus folgenden Gründen die Pygocephalomorphen die Vorfahren

sein: Die Beibehaltung der trög benthonischen Lebensweise dieser Gruppe führt in allmählicher Umbildung zu den Dekapoden, wie oben ausgeführt. Der Karapax, der mit den Thorakalsegmenten noch nicht verwachsen war, blieb in dieser Stammlinie als Schutz für die Dorsalseite erhalten. Übergang zu natanter Lebensweise führt zu den Schizopoden, bei denen der Karapax ebenfalls erhalten bleiben konnte. Anpassung an eine lebhaftere benthonische Lebensweise konnte in diesem Entwicklungsstadium nur dadurch erreicht werden, daß der noch nicht mit dem Thorax verwachsene Karapax unterdrückt wurde, die Thorakalsegmente also wieder freie Beweglichkeit erhielten. Die Syncariden sind sonach zu verstehen

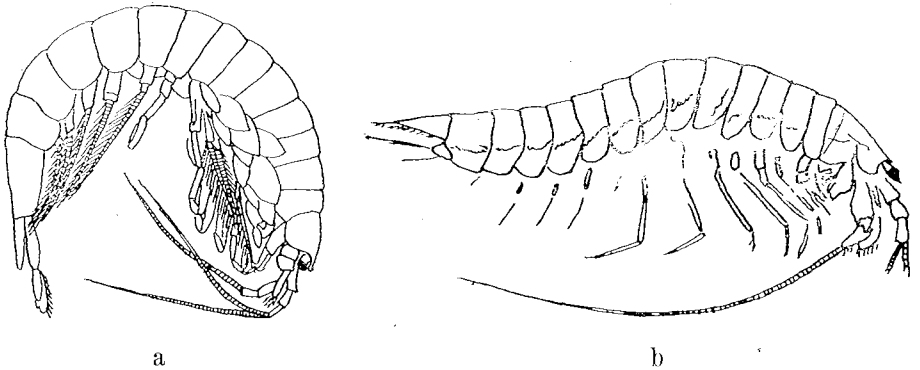


Fig 68. *Syncarida*. a *Anaspides*, rezent (n. ORTMANN); b *Palaeocaris praecursor* WOODWARD, Karbon (n. CALMAN).

als Anpassung an eine lebhaftere Reptantierlebensweise im Entwicklungsstadium der Pygocephalomorphen; im Dekapodenstadium, wo der Karapax zu einem Hautskelett und Träger für Muskelansatzstellen geworden ist, war bei entsprechender Lebensweise und Anpassung eine Rückbildung des Karapax natürlich nicht mehr möglich.

Die eigenartige aberrante Differenzierung der Stomatopoden in den Extremitäten ist schon kurz beleuchtet worden; sie ist vor allem dadurch bedingt, daß fünf Thorakalbeinpaare im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen. Im Zusammenhang damit steht es auch, daß die wichtigeren Organsysteme aus der Brust in das Abdomen verlegt sind (Herz, Geschlechtsorgane, Kiemen). Fossile Stomatopoden sind selten. Sichere Reste kennen wir aus dem Jura und der Kreide (*Sculda* MÜNST., *Pseudosculda* DAMES); die



heute noch lebende *Squilla* reicht bis zur Kreide zurück. Sehr wahrscheinlich gehört auch *Necroscylla* WOODWARD aus dem Karbon hierher. Die Stomatopoden würden demnach bis zum Karbon zurückreichen und mit lebenden Gattungen ins jüngere Mesozoikum. Daß ein ursprünglich vollständiger Cephalothorax vorhanden war, geht aus den gestielten Augen hervor. Die Rückbildung des Karapax ist wie bei den Syncariden, so auch hier aus der ganzen Anpassung sehr wohl zu verstehen. Die Ausbildung der Brust ist vollkommen beherrscht von der Entwicklung der starken Raubarme. Eine volle Ausnützung dieser Raubarme ist naturgemäß nur möglich, wenn dem vorderen Körperabschnitt eine freie Beweglichkeit zukommt. Diese Raubarme konnten sich sonach nur entwickeln unter gleichzeitiger Rückbildung des Karapax. Daß der nur wenige Segmente umfassende Karapax der Stomatopoden nicht primär ist, sondern durch Reduktion zustande kam, ist gerade bei den Stomatopoden sehr deutlich: nicht allein die hinteren Thorakalsegmente sind hier frei, sondern auch — im Gegensatz zu sämtlichen Malacostraken — die vordersten Kopfsegmente (Augen- und Antennulensegment). Was die Herkunft der Stomatopoden betrifft, so deutet die dorsoventrale Abplattung des Körpers auf benthonische Stammformen; Vorhandensein des Schwanzfächers und eines breiten Abdomens schließt die Archaeostraken aus. Die eigentümliche Differenzierung der Thorakalbeine ist nur von den wenig differenzierten Thorakalbeinen schizopoder Formen aus zu verstehen. Ebenso deutet die Rückbildung des Karapax darauf hin, daß wenigstens die hinteren Thorakalsegmente noch nicht mit dem Panzer verschmolzen waren. Es kommen somit nur die Pygocephalomorphen als Stammgruppe in Frage. Tatsächlich hat denn auch SALTER schon auf Ähnlichkeiten von *Pygocephalus* mit Stomatopoden in der Ausbildung des Schwanzes hingewiesen. Das karbonische Alter der Stomatopoden deutet in gleicher Richtung. Die Organisation der Pygocephalomorphen zeigt keine einzige Differenzierung, die dem widersprechen könnte.

Schwierig ist die Frage nach der Stellung der Cumaceen. Das Fehlen gestielter Augen ist zweifellos durch sekundäre Rückbildung bedingt. Rückbildung von Augen ist bei entsprechender Lebensweise eine durchaus häufige Erscheinung; leben ja doch die Cumaceen vorwiegend im Schlamm eingegraben als typische Nachttiere. Das Fehlen eines Schwanzfächers stellt die Cumaceen in Gegensatz zu sämtlichen übrigen Thorakostraken,

mit Ausnahme der Phyllocariden. Mit diesen stimmt auch das im Verhältnis zum Thorax nur schmale, langgestreckte Abdomen überein, sowie die große Kürze der Thorakalsegmente und die Beweglichkeit der Rostralplatte, durchweg Merkmale, die den übrigen Thorakostraken abgehen. Das legt den Gedanken nahe, daß die Cumaceen unmittelbare Abkömmlinge von Phyllocariden sind. Dieser Annahme stehen freilich auch wieder andere Merkmale gegenüber, so die normale Siebenzahl der Abdominalsegmente, die griffelförmigen Spaltbeine des sechsten Abdominalsegments, die trotz habitueller und funktioneller Übereinstimmung mit den Schwanzstacheln der Phyllocariden nichts zu tun haben, sondern den Uropoden der Thorakostraken homolog sind. Eine durch die besondere Lebensweise bedingte, sehr weitgehende degenerative Umbildung von pygocephalomorphen- oder schizopodenähnlichen Thorakostraken aus wäre daher ebenfalls in den Bereich der Möglichkeiten zu ziehen. Irgend welche fossilen Formen, die eine Lösung dieser Frage erlaubten, sind nicht bekannt. Fossile Cumaceen sind bis jetzt noch nicht gefunden. Sicher ist nur, daß die Cumaceen nicht als primitiv an den Anfang der Thorakostraken gestellt werden können, sondern sehr extrem und aberrant differenziert sind.

### 5. Zusammenfassung. System der Thorakostraken

1. Die Thorakostraken lassen drei Hauptetappen ihrer Entwicklung erkennen, eine Phyllocaride, eine Schizopode und eine Dekapode.

2. Der Phyllocaridenstufe gehören die Ordnungen *Achaeostraca* und *Leptostraca* an, außerdem anhangsweise die *Cumacea*.

3. Der Schizopodenstufe sind außer den zentral stehenden Pygocephalomorphen, die z. T. stark divergierenden, aber durchweg von diesem Grundtypus ausgehenden Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Syncariden zuzuordnen.

4. Die Dekapodenstufe umfaßt nur eine, aber die weitaus formenreichste Ordnung, die *Decapoda*, die unmittelbar an die jungpaläozoischen Pygocephalomorphen anschließen.

5. Die Vorfahrenreihe der *Decapoda* umfaßt innerhalb der *Thoracostraca* nur Archaeostraken und Pygocephalomorphen.

6. Leptostraken, Cumaceen, Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Syncariden sind z. T. aberrierende, einseitig und

hoch spezialisierte, z. T. absteigende, degenerative Seitenlinien, die von diesem zentralen Stamm ihren Ursprung nehmen, ebenso wie auch innerhalb der *Decapoda* die *Trichelida* und *Anomocarida* nicht in der Vorfahrenreihe der *Brachyura* stehen, sondern absteigende Seitenlinien darstellen.

7. Was das System der Thorakostraken betrifft, so ist es offensichtlich, daß eine einfache seriale Anordnung der Kategorien diesen Verhältnissen nicht gerecht werden kann, da auf diese Weise Zusammengehöriges auseinander gerissen werden muß. Denn die ganze Form und Grundlage unseres Systems ist ja letzten Endes geschaffen ohne Rücksicht auf die Dimension Zeit, auf die historisch phylogenetischen Beziehungen, sondern einzig und allein vom Gesichtspunkt einer einheitlichen, allmählich aufsteigenden Tierreihe. Den Versuch, die Form des Systems auch in historischer Richtung dehnbarer zu machen, hat JAEKEL gemacht und seine Vorschläge an dem Beispiel der Wirbeltiere auch praktisch durchgeführt. Für den vorliegenden Fall der Thorakostraken sind diese Vorschläge unmittelbar anwendbar (vgl. unten).

## Literatur

1. ASSMANN, P., 1927, Die Dekapodenkrebse des deutschen Muschelkalks. Jahrb. d. Preuß. Geol. Landesanst., Bd. 48.
2. BALSS, H., 1912, Die Paguriden der deutschen Tiefsee-Expedition. Wissensch. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. a. d. Dampfer Valdivia 1898—1899, Bd. 20, Jena.
3. — 1913, Über fossile Galatheiden. Centralblatt f. Min. usw.
4. — 1923, Studien an fossilen Dekapoden, I. Paläont. Zeitschr., Bd. 5.
5. — 1924, Studien an fossilen Dekapoden, II. Ibidem, Bd. 6.
6. — 1925 a, Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition, I. Palinura, Astacura, Thalassinidea. Valdivia, Bd. 20.
7. — 1925 b, Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition, II. Natantia, Teil A. Valdivia, Bd. 20.
8. — 1927 a, Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition, III. Natantia, Teil B. Valdivia, Bd. 23.
9. — 1927 b, Decapoda, in Handbuch der Zoologie, gegr. v. KÜKENTHAL, her. v. KRUMBACH, Bd. 3.
10. — 1929 a, Über ostafrikanische Potamonidae (Decapoda) mit Anhang: Potamoniden von Madagaskar. Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik usw., Bd. 58.
11. — 1929 b, Dekapoden des Roten Meeres, IV. Oxyrrhyncha und Schlußbemerkungen. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem. naturw. Kl., Bd. 102.

12. BEECHER, CH. E., 1902, Revision of the phyllocarida from the Chemung and Waverly groups of Pennsylvania. Quart. journ. geol. Soc. of London, Bd. 58.
13. BELL, 1857, A monograph of the fossil malacostracous crustacea of Great Britain, Part I. Crustacea of the London clay. Palaeontograph. Soc., London.
14. — 1862, Idem, Part II. Crustacea of the Gault and Greensand. Ibidem.
15. BEURLEN, K., 1925, Über Brachyuren- und Anomurenreste des Schwäbischen Jura. N. Jahrb. f. Min. usw., Abt. B, Beilagebd. 52.
16. — 1926, Zur Stammesgeschichte der jurassischen Macruren. Paläontol. Zeitschr., Bd. 8.
17. — 1928 a, Die Dekapoden des Schwäbischen Jura. Paläontographika, Bd. 70.
18. — 1928 b, Die Dromiacen und ihre Stammesgeschichte. Paläontol. Zeitschr., Bd. 10.
19. — 1929 a, Untersuchungen über Prosoponiden. Centralbl. f. Min. usw., Abt. B.
20. — 1929 b, Zur Organisation mesozoischer Dekapoden. Ibidem.
21. — 1929 c, Parallelentwicklung und Iterationen bei Dekapoden. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11.
22. — (1930), Monographie der Gattung *Coeloma* (Erscheint vermutl., Senckenberg. Abh.).
23. BILL, Ph., 1914, Über Crustaceen aus dem Voltziensandstein des Elsaß. Mitt. d. Geol. Landesanst. v. Elsaß-Lothringen, Bd. 8.
24. BITTNER, Al., 1875, Die Brachyuren des vizeantinischen Tertiärgebirges. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl., Bd. 34. \*
25. — 1883, Neue Beiträge zur Kenntnis der Brachyurenfauna des Alttertiärs von Vicenza und Verona. Ibidem, Bd. 46.
26. — 1884, Beiträge zur Kenntnis tertiärer Brachyurenfaunen. Ibidem, Bd. 48.
27. — 1893, Dekapoden des pannonischen Tertiärs. Ibidem, Sitzungsber., Bd. 102.
28. BÖHM, Joh., 1922, Arthropoda, Crustacea. Aus „Samml. d. geol. Reichs-Mus. in Leiden“, N. F., Bd. 1, Zweite Abt.
29. BROCCI, P., 1877, Description de quelques crustacés fossiles appartenant à la tribu des raminiens. Ann. d. sciences géol., Bd. 8.
30. BROILJ, F., 1917, Eine neue Crustaceen-(Mysidaceen) Form aus dem lithographischen Schiefer des oberen Jura in Franken. Centralbl. f. Min. usw.
31. — 1928, Beobachtungen an *Naheccaris*. Sitzungsber. d. Bayer. Ak. d. Wiss. Math. naturw. Kl.
32. BRONN, 1858, Beiträge zur triasischen Fauna von Raibl. N. Jahrb. f. Min. usw.
33. CALMAN, W. T., 1911 a, On *Pleurocaris*, a new crustacean from the English coal-measures. Geol. Magazine.
34. — 1911 b, On some crustacea of the division Syncarida from the English coal-measures. Ibidem.
35. CARTER, J., 1872, On *Orithopsis Bonneyi*, a new fossil crustacean. Geol. Mag.
36. — 1898, A contribution to palaeontology of the decapod crustacea of England. Quart. journ. geol. Soc. London, Bd. 54.
37. DAMES, W., 1886, Über einige Crustaceen aus den Kreideablagerungen des Libanon. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 38.
38. DAWSON, J. W., 1877, Note on two paleozoic Crustaceans from Nova Scotia. Geol. Magazine.
39. DOPLEIN, F., 1906, Brachyura der deutschen Tiefsee-Expedition. Valdivia, Bd. 6.
40. — u. BALSS, H., 1913, Die Galatheiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Ibidem, Bd. 20.

41. EBERT, Th., 1886, Beiträge zur Kenntnis der tertiären Decapoden Deutschlands. Jahrb. d. Preuß. Geol. Landesanst. f. 1886.
42. — 1888, Die Raninen des Kressenbergs. Ibidem, Jahrg. 1888.
43. ETHERIDGE, R., 1879, On the occurrence of the genus *Dibhyrocaris* in the lower carboniferous or calciferous Sandstone series of Scotland, and on that of a second species of *Anthrapalaemon* in these beds. Quart. Journ. Geol. Soc. London, Bd. 35.
44. GIESBRECHT, W., 1921, Crustacea, Handb. d. Morphologie d. Wirbellosen, her. v. A. Lang, Bd. 4, 3. Aufl., Jena.
45. GERSTAECKER, A., 1901, Phyllocarida, Cumacea, Schizopoda, Stomatopoda. Bronns Klassen und Ordnungen d. Tierreichs, Bd. 5, 2. Abt.
46. GLAESSNER, M., 1924, Über eine neue miozäne Krabbe und die Brachyurenfauna des Wiener Beckens. Verh. Geol. Bundesanst. Wien.
47. — 1928, Die Dekapodenfauna des österreichischen Jungtertiärs. Jahrb. geol. Bundesanst. Wien, Bd. 78.
48. — 1929 a, Zur Kenntnis der Häutung bei fossilen Krebsen. Paläobiologica, Bd. 2.
49. — 1929 b, Dekapodenstudien. N. Jahrb. f. Min. usw., Abt. B, Beil. Bd. 63.
50. — 1929 c, Fossilium Catalogus, Animalia, Pars 41, Crustacea decapoda.
51. HALL, J. a. CLARKE, J., 1888, Trilobites and other crustacea of the Oriskany, Upper Helderberg usw. Paleont. of New York, Bd. 7.
52. HENNIG, E., 1922, Arthropodenfunde aus den Bundenbacher Schiefer (Unterdeven). Paläontographika, Bd. 64.
53. HUXLEY, T. H., 1857, Description of a new crustacean (*Pygocephalus Cooperi* HUXLEY) from the coal-measures. Quart. Journ. Geol. Soc., Bd. 13.
54. ILLIG, G., 1927, Die Sergestiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Valdivia, Bd. 23.
55. JORDAN, H. u. MEYER, H. V., 1854, Über Crustaceen der Steinkohlenformation von Saarbrücken. Paläontogr., Bd. 4.
56. KNEBEL, W. V., 1907, Die Eryoniden des oberen weißen Juras von Süddeutschland. Arch. f. Biontologie, Bd. 2.
57. KRAUSE, P. G., 1891, Die Dekapoden des norddeutschen Jura. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 43.
58. LÖRENTHEY, E., 1898, Über die Brachyuren der paläontologischen Sammlung des Bayer. Staates. Természetráizi Füzetek, Bd. 21.
59. — 1907, Beiträge zur tertiären Dekapodenfauna Sardiniens. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, Bd. 24.
60. — u. BEURLEN, K., 1929, Die fossilen Dekapoden Ungarns. Geol. Hungarica, Ser. palaeont., Fasc. 3.
61. MEYER, H. V., 1847, *Selenisca* und *Eumorphia* aus der Oolithgruppe Württembergs. Paläontogr., Bd. 1.
62. MILNE EDWARDS, A., 1860 a, Monographie des décapodes macroures fossiles de la famille des Thalassiniens. Ann. sc. natur. Zool., 4. Ser., Bd. 14.
63. — 1860 b, Histoire des crustacés podophthalmiques, Portuniens, Ibidem.
64. — 1862—1865, Monographie des crustacés fossiles de la famille des Cancériens. Ibidem, 4. Serie, Bd. 18, 20, 5. Ser., Bd. 1, 3.
65. — 1881, Note sur quelques crustacés fossiles des environs de Biarritz. Ann. sciences géol., Bd. 11.
66. MOERICKE, W., 1897, Die Crustaceen der Stramberger Schichten. Paläontogr., Suppl. II, 6. Abt.

67. NOETLING, F., 1881, Über einige Brachyuren aus dem Senon von Maastricht und dem Tertiär Norddeutschlands. Zeitschr. Deutsch. geol. Ges., Bd. 33.
68. — 1885, Die Fauna des samländischen Tertiärs. Abh. z. Spezialk. v. Preußen u. d. Thür. Staaten, Bd. 6.
69. OPPEL, A., 1862, Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum des Königl. Bayr. Staates. Stuttgart, 1862.
70. ORTMANN, A. E., 1901, Dekapoda, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 2. Abt.
71. PELSENEER, P., 1886a, Notices sur les crustacés décapodes du Maestrichtien du Limbourg. Bull. Musée. roy. d'hist. nat. d. Belgique, Bd. 4.
72. — 1886b, Notice sur un crustacé de la craie brune des environs de Mons. Ibidem.
73. RATHBUN, M. J., 1917, New spezies of South Dakota cretaceous crabs. Proceed. of the U. S. A. Nat. Mus., Bd. 52.
74. — 1626a, The fossil stalk eyed crustacean of the Pazific slope of North America. U. S. A. Nat. Mus. Bull., Nr. 138.
75. — 1926b, Dekapoda in WADE, The fauna of the Ripley formation usw. U. S. A. geol. Survey, Professor Papers, Nr. 137.
76. RISTORI, 1886, I crostacei brachyuri e anomuri del pliocene italiano. Boll. societ. geol. Ital., Bd. 5.
77. SALTER, J. W., 1861, On some of the higher crustacean from the British coal-measures. Quart. journ. geol. Soc., London. Bd. 17.
78. SCHLÜTER, Cl., 1862, Die macruren Dekapoden der Senon- und Cenomanbildungen Westfalens. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 14.
79. — 1864 und 1868, Neue Fische und Krebse aus der Kreide Westfalens. Paläontographika, Bd. 11 und 14.
80. — 1874, Über jurassische Dekapodentypen aus der oberen Kreide. Verh. d. naturh. Ver. Westf. u. d. preuß. Rheinlande.
81. — 1879, Neue und weniger bekannte Kreide- und Tertiärkrebse des nördlichen Deutschlands. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 31.
82. SCHÜTZE, 1907, Über einige *Glyphea*-Arten aus dem Schwäbischen Jura. Württemberg. Jahresh., Bd. 63.
83. SEGERBERG, K. O., 1900, De anomura och brachyura Dekapoderna inom Skandinavien yngre krita. Geol. fören. förhandl., Bd. 22.
84. SMIRNOW, W. P., 1929, Dekapoda aus den Fischechiefern am Schwarzen Flusse in der Nähe von Wladikawkas. Arb. d. nordkaukas. Verbandes wissenschaftl. Forschungsinstit. Nr. 59.
85. STOLICZKA, F., 1871, Observations on fossil crabs from tertiary deposits in Sind and Kutch. Pal. Indica, Ser. VII. Calcutta.
86. STRAELEN, V. VAN, 1923a, Description des crustacés décapodes nouveaux des terrains tertiaires de Borneo. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam, Proceed., Bd. 26.
87. — 1923b, Description des Raniniens nouveaux des terrains tertiaires de Borneo. Ibidem.
88. — 1923c, Note sur la position systématique de quelques crustacés décapodes de l'époque crétacé. Bull. Acad. roy. d. Belgique, Cl. d. Sciences.
89. — 1923d, Les mysidacées du Callovien de la Voulte sur Rhone. Bull. soc. géolog. de France, 4. Ser. Bd. 23.
90. — 1925, Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. Ac. roy. d. Belg. Cl. d. Sci. Mém. (Coll. in 4<sup>o</sup>), Bd. 7.

91. STRAELEN, V. VAN, **1927**, Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la péninsule ibérique. *Eos, revista española de Entom.*, Bd. 3.
92. — **1928a**, *Astacus Edwardsi* MUN. CHALM. Astacidae du paléocène de Sézanne (Champagne). *Bull. soc. géol. d. France*, 4. Ser., Bd. 28.
93. — **1928b**, Sur les crustacés décapodes triasiques et sur l'origine d'un phylum de brachyours. *Acad. roy. d. Belg. Bull. d. l. Classe d. Sciences*.
94. — **1928c**, Sur un Prosoponide nouveau du Hauterivien du Diois et sur les »Dromiacea« crétacés en général. *Ibidem*.
95. WITHERS, Th. H., **1922**, On a new brachyurous crustacean from the upper cretaceous of Jamaica. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9. Ser., Bd. 10.
96. — **1924**, Some cretaceous and tertiary decapod crustaceans from Jamaica. *Ibidem*, 9. Ser., Bd. 13.
97. — **1928**, New cretaceous crabs from England and Syria. *Ibidem*, 10. Ser., Bd. 2.
98. WÖHRMANN u. KOKEN, **1892**, Die Fauna der Raibler Schichten. *Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges.*, Bd. 44.
99. WOODWARD, H., **1867**, On a new genus of shore-crab, *Goniocyropa Edwardsi*, from the lower eocene of Hampshire. *Geol. Magaz.*
100. — **1868**, Contributions to British fossil Crustacea. *Ibidem*.
101. — **1873a**, On some specimens of *Dithyrocaris* from the carboniferous limestone series, East Kilbridge, and from the old red sandstone of Lanarkshire. *Ibidem*.
102. — **1873b**, Further notes on eocene crustacea from Portsmouth. *Quart. journ. geol. Soc. London*, Bd. 29.
103. — **1876**, On some new macrurous crustacea from the Kimmeridge clay of the sub-wealden boring, Sussex, and from Boulogne sur mer. *Ibidem*, Bd. 32.
104. — **1878**, On a new undescribed macruran decapod crustacean from the lower lias, Barrow on oar. *Geol. Magaz.*
105. — **1879**, Contributions to the knowledge of fossil crustacea. *Quart. journ. geol. Soc. London*, Bd. 35.
106. — **1898**, On a new species of brachyurous crustacean from the Chert beds, Bay Cliff, near Maiden Bradley. *Geol. Magaz.*
107. — **1900**, Further notes on podophthalmous crustaceans from the upper cretaceous formation of British Columbia, *Ibidem*.
108. — **1907**, On the genus *Pygocephalus* (HUXLEY), a primitive schizopode crustacean, from the coal-measures. *Ibidem*.
109. — **1908**, Some coal-measures crustaceans with modern representatives. *Ibidem*.
110. WÜST, E., **1903**, Untersuchungen über die Dekapodenkrebse der germanischen Trias. Fischer, Jena.

## II. Teil

### Vergleichend stammesgeschichtliche Analyse

#### A. Der Ablauf der Entwicklung in Einzelfällen

##### 1. Die Crustaceen<sup>1)</sup>

Die aus der eingehenden Besprechung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Thorakostraken gewonnenen Gesichtspunkte ermöglichen eine Ausdehnung der Betrachtungen auf die Gesamtheit der Crustaceen. Es soll demnach im folgenden kurz der Ablauf der Entfaltung und Entwicklung dieser Klasse dargestellt werden. Voraussetzung dabei sind folgende Punkte:

1. Der Crustaceenkörper ist metamer gegliedert. Verwischte oder fehlende Segmentgliederung ist eine sekundäre Erscheinung.
2. Vollkommene Gleichwertigkeit sämtlicher Körpersegmente ist in keinem Fall verwirklicht; vielmehr ist mindestens ein aus fünf Segmenten bestehender Kopf gegenüber dem Rumpf abgegliedert. Weitere Differenzierung der Körpergliederung — Trennung von Vorderrumpf, bzw. Thorax und Hinterrumpf bzw. Abdomen, Zuziehung einzelner Thorakalsegmente zum Kopf — ist sekundär.
3. Wechselnde Anzahl der Körpersegmente ist primitiv, Konstanz der Segmentzahl ist Beweis weitgehender Spezialisierung.
4. Bewegliche Artikulation einzelner Segmente zueinander ist primitiv. Vorhandensein einer Schale oder eines Karapax ist eine sekundäre Erwerbung; doch kann freie Segmentierung auch sekundär durch Verlust einer schon vorhandenen Schale entstanden sein.

Von diesen Voraussetzungen aus scheiden als primitive Crustaceen aus:

1. Sämtliche Malakostraken wegen der stets vorhandenen Konstanz der Anzahl der Körpersegmente, wozu bei den Arthro-



straken noch die Zuziehung des vordersten Thorakalsegments zum Kopfverband und bei den Thorakostraken das Vorhandensein des Karapax und der gestielten Augen kommt.

2. Unter den Entomostraken die *Cirripedia* und *Ostracoda* wegen der vollkommen unterdrückten Körpersegmentierung, die Cladoceren wegen der stark beschränkten und nahezu konstanten Segmentzahl und des Vorhandenseins einer Schale und die Copepoden wegen ihrer ebenfalls konstanten Segmentzahl und der Einbeziehung des ersten Thorakalsegments in den Kopfverband.

Es bleiben die Phyllopoden und die Trilobiten. Beiden ist gemeinsam die ungemein wechselnde Segmentzahl und die Beschränkung des Kopfes auf die fünf eigentlichen Kopfsegmente. Grundsätzlich verschieden bei beiden Gruppen ist die Ausbildung der Extremitäten indem den Phyllopoden einfache Blattfüße, den Trilobiten typische Spaltbeine zukommen. Welche dieser beiden Gruppen ist die primitivere?

Innerhalb der Phyllopoden stehen die Notostraken (Apsiden) und die Conchostraken (Estherien) außer Diskussion, da Panzerbildungen in größerem Ausmaß vorhanden sind. Den Anostraken (Branchiopoden) fehlen Panzerbildungen vollkommen. Der Körper zerfällt in einen ungegliederten Kopf- und einen gut segmentierten Rumpfabschnitt. Der Rumpfabschnitt gliedert sich in einen vorderen beintragenden „Thorax“ und ein beinloses „Abdomen“. Die Segmentzahl beider Abschnitte variiert in weiten Grenzen, selbst innerhalb der Gattung. — Die Augen sind gestielt. Die Antennule ist klein, stabförmig, kaum oder gar nicht gegliedert. Die Antenne ist ebenfalls kaum gegliedert und zeigt sexuelle Dimorphismen. Die drei Mundextremitäten sind reduziert und werden bezeichnenderweise in der Ontogenie verspätet angelegt. Die Thorakopoden sind einfache Blattbeine, die nicht gegeneinander differenziert sind. Nach hinten werden sie allmählich kleiner, um mit dem letzten Thoraxsegment ganz zu verschwinden. Das Abdomen ist extremitätenlos.

Bei den Trilobiten ist der einheitliche Kopf ebenfalls gegenüber dem segmentierten Rumpf abgegliedert. Doch deuten Querfurchen auf der Glabella des Kopfschildes die ursprüngliche Segmentierung noch an. Der Rumpf ist von einer wechselnden Anzahl von Segmenten zusammengesetzt, die unter sich sehr gleichartig ausgebildet sind. Die hintersten Segmente sind als Schwanz oder Pygidium abgegliedert und zu einer einheitlichen Schwanzplatte verschmolzen. Bemerkenswert ist, daß bei den primitivsten Formen, z. B. *Mesonacidae*, die Anzahl der Rumpfsegmente relativ groß ist und der Schwanzschild nur aus wenigen Segmenten besteht, wobei zudem die ursprüngliche Segmentierung noch deutlich erkennbar ist, während bei stärker differenzierten Formen, z. B. *Iliaenidae*, *Bronteidae*, die Anzahl der Rumpfsegmente vermindert, die der Schwanzsegmente vermehrt ist und die ursprüngliche Segmentierung des Schwanzes mehr oder weniger vollkommen verwischt wird. Der Rumpf ist sonach bei den ältesten und primitivsten Formen nahezu vollkommen homonom gegliedert, während die jüngeren abgeleiteten Formen durch fortschreitende Differenzierung von Brust und Schwanz deutliche heteronome Metamerie erkennen lassen. Noch ausgeprägter als im Dorsalpanzer ist die Homonomie bei den

Extremitäten. Am Kopf sitzt ein Paar vielgliedriger Antennen mit je einer Antennen-geißel, die als vorderstes Extremitätenpaar den Antennulen entsprechen müssen. Es folgen vier Paar normaler Spaltfüße, die sich von denen des Rumpfes nur dadurch unterscheiden, daß der Coxopodit etwas breiter ist. Diese vier Paar von Kopfe Extremitäten müssen der Antenne, der Mandibel und den beiden Maxillen der übrigen Crustaceen entsprechen. Im Rumpf trägt jedes Segment ein paar Spaltfüße; diese sind an jedem Segment vollkommen gleichartig, auch im Schwanz, nur daß sie hier an Größe abnehmen. Im allgemeinen bestehen die Spaltbeine aus einem Coxopodit, an den sich ein meist sechsgliedriger Endopodit und ein geißelförmiger, vielgliedriger Exopodit von ungefähr gleicher Länge wie der Endopodit anschließen, außerdem ein Kiemenanhang (Epipodit). Daß dieses Grundschema in der verschiedensten Weise modifiziert wurde, braucht nicht besonders betont zu werden; auch ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß bei Formen vom Habitus der Illaeniden mit großem Pygidium die Homonomie der Extremitäten durch teilweise oder ganze Reduktion der Extremitäten im Schwanz verlassen wurde. Abgesehen davon jedoch ist festzustellen, daß bei den primitiveren Trilobiten die Extremitäten einfache, kaum modifizierte Spaltbeine waren und, mit Ausnahme des vordersten Paares (Antennule) fast vollkommene Homonomie zeigten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß auch die innere Organisation sehr einfach gestaltet war. Die Homonomie der Extremitäten läßt eine weitgehend homonom metamere Muskulatur erwarten, der zudem, wie R. RICHTER zeigte, keine große Bedeutung zukam. Aus den gleichen Gründen muß auch das Nervensystem sehr primitiv annelidenähnlich gewesen sein. Der relativ kleine Körperhohlraum läßt nur einen einfachen Darmtraktus erwarten, an dem größere Drüsen (Leberschläuche) kaum nennenswert entwickelt gewesen sein dürften.

Diese Gegenüberstellung zeigt, daß die Trilobiten um ein wesentliches primitiver sind als wenigstens die heute lebenden Anostraken und Phyllopoden. Der ausgesprochenen Homonomie der Trilobitenextremitäten steht bei den Anostraken ein Fehlen der Extremitäten am Abdomen und eine Differenzierung der Kopfextremitäten gegenüber, indem die Reduktion der Antennulen, der sexuelle Dimorphismus der Antennen und die Reduktionserscheinungen an Mandibel und Maxillen auf starke Abwandlung vom Grundtyp schließen lassen. Abgesehen davon ist die Ausbildung der Augen von Bedeutung. Die Trilobiten haben Fazettenaugen, die seitlich der Glabella auf dem Kopschild sitzen und nur bei spezialisierten Formen (Asaphiden) stielartig vorgewölbt werden, ohne daß jedoch ein eigentlicher Augens tiel sich bildet, der ja bei diesen cephalothoraxlosen Formen auch gar nicht zu erwarten ist. Demgegenüber sind bei den Anostraken die Augen gestielt. Das deutet — vgl. oben — auf das Vorhandensein eines Panzers oder einer Schale bei den Vorfahren hin, so daß auch aus diesem Grunde die Anostraken nicht primitiv sein können. Apusiden und Estherien haben allerdings sitzende Augen und einen Panzer; doch scheinen hier die Augen in Rückbildung begriffen zu sein.

Wenn sonach die Trilobiten in jeder Hinsicht als die primitiveren erscheinen, so bleibt noch eine Schwierigkeit, nämlich die Ausbildung der Extremitäten. Nach allgemeiner Ansicht — auch GIESBRECHT vertritt diese Meinung — soll der Blattfuß der Phyllopoden die Vorstufe des Spaltfußes sein und unmittelbar an die Parapodien der Anneliden anschließen. Wenn es nun schon schwer fällt, anzunehmen, daß bei den Anostraken ausgerechnet die Thorakopoden das primitivste Stadium der Crustaceenextremität repräsentieren sollen, wo doch sämtliche übrigen Extremitäten eine so

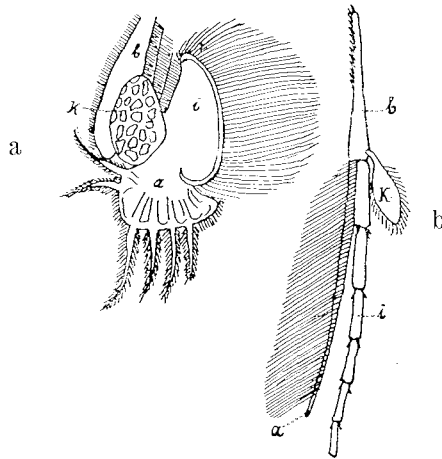


Fig. 69. Crustaceenextremitäten. a Blattbein von *Daphnia* (*Phyllopoda*), rezent; b Spaltbein von *Triarthrus* (*Trilobitae*); (b Basipodit, a Exopodit, i Endopodit, k Kiemenanhang).

weitgehende Differenzierung zeigen, so hat neuerdings STEINMANN, allerdings von Myriapoden ausgehend, mit guten Gründen die Ansicht vertreten können, daß der Grundtyp der Arthropodenextremität durch lange geißelförmige, gegliederte Anhänge repräsentiert wird. Und in der Tat scheint die Vorstellung, daß bei frei schwimmenden Chaetopoden die Borsten sich zu langen, fein gegliederten Geißeln auswachsen und die Grundlage der Arthropodenextremität abgeben, viel plausibler, als die, daß die Parapodien sich allmählich abgliedern<sup>2)</sup>. *Peripatus* kann als einseitig spezialisierte und an bestimmte Lebensweise angepaßte Form demgegenüber nicht ins Feld geführt werden, da hier vermutlich Rückbildungen vorliegen. Die Blattfüße der Phyllopoden wären demnach ebenfalls als Rück-

bildungen zu betrachten gegenüber den einfachen noch geißelähnlichen Spaltbeinen der Trilobiten.

Diese Folgerungen werden durch die palaeontologischen Befunde in schönster Weise bestätigt. Zwar gehen die Phyllopoden vereinzelt ebenfalls bis ins Unterkambrium zurück, allerdings nur Formen mit Panzer, während Anostraken erst vom Mittelkambrium angegeben werden, aber sie persistieren bis zur Gegenwart. Demgegenüber zeigen die Trilobiten dadurch, daß sie sich auf das Palaeozoikum beschränken, daß sie — mit dem Unterkambrium zahlreich auftretend — schon im Oberkambrium und Untersilur ihre Hauptblüte erleben und schon vom Devon an rasch zurückgehen und verschwinden, ihre aneztrale Stellung im System so deutlich, daß eine Umdeutung nicht möglich ist.

Die Trilobiten sind sonach die primitivste, zentrale Ausgangsgruppe der *Crustacea* überhaupt, die durch die Primitivität ihrer Spaltbeine und die ausgesprochene Homonomie ihres Körpers, von der — wenigstens bei den primitivsten Vertretern — nur der einfache aus fünf Segmenten bestehende Kopf auszunehmen ist, all das verwirklichen, was wir von einer hypothetischen Stammform der Crustaceen theoretisch fordern müßten, und zwar in so schöner Weise, wie das im gesamten Tierreich kaum einmal wieder der Fall sein dürfte. Von hier aus wird die Entfaltung des Crustaceenstamms nunmehr verständlich<sup>3)</sup>.

Hinsichtlich der Inkonstanz der Segmentzahl auf dem gleichen Entwicklungsstadium wie die Trilobiten stehen die Phyllopoden. Sie müssen sich demnach schon auf sehr frühem Entwicklungsstadium, wie auch ihr unterkambrisches Alter zeigt, abgespalten haben, und zwar, im Gegensatz zu den benthonischen Trilobiten, durch Übergang zu pelagischer Lebensweise. Sämtliche Unterschiede gegenüber den Trilobiten sind dadurch verständlich. Der kräftige metamer gegliederte Dorsalpanzer ist bei pelagischer Lebensweise hinderlich und nutzlos, wird reduziert, dafür aber eine den Körper allseitig umschließende einheitliche Schale gebildet. Die Extremitäten werden zu breiten Ruderplatten (Blattfüße); parallel mit der nur den Thorax umschließenden Schale wird das Abdomen rückgebildet und extremitätenlos. Augentiele können zur Entwicklung kommen. Die Schale ist offenbar auf zwei verschiedenen Wegen gebildet worden, einerseits als unpaare, dorsale Hautduplikatur (Apsiden), andererseits als Doppelschale (Estherien). Wenn durch den ersten Typus

nur eine unvollkommene Umhüllung des Körpers erreicht wurde — die Apusiden gingen daher sekundär zu benthonischer Lebensweise über — „Dekapodentyp“ des Phyllopodenstadiums — so war durch den zweiten Typus eine vollkommene Umhüllung sicher gewährleistet; diese Lösung führte daher zu reicher Entfaltung (Cladoceren, Ostracoden, letztere vom Silur an häufig). Die umhüllende Schale führte zu einer Beschränkung der Segmentzahl und zu einer Verwischung der Segmentgrenzen. Auf der andern Seite freilich bedingte diese Schale, daß die zu kurzen, breiten Blattfüßen (Rudern) umgestalteten Thorakopoden nicht mehr über die Schale herausreichten, daher als Ruderorgane funktionslos wurden; sie erlitten daher eine weitere, starke Reduktion, dafür traten die Antennen als Ruder in Funktion. Eine dritte Gruppe schließlich, die Anostraken, verlor ihren Panzer frühzeitig wieder, nachdem vermutlich das unzweckmäßigere Apusidenstadium durchlaufen war. Es sprechen alle Anzeichen dafür, daß gleich mit dem ersten Auftreten dieser pelagischen Gruppe auch die drei verschiedenen Anpassungstypen — Anostraken, Notostraken, Conchostraken — gebildet wurden. Als wirklich umbildungsfähig und entwicklungsfähig erwies sich nur der zweiklappige Conchostrakentyp.

Ebenfalls durch Übergang zu pelagischer Lebensweise spalten die Archaeostraken ab — vermutlich aus gleicher Wurzel, wie die Phyllopoden. Darauf deutet nicht allein das ebenfalls kambrische Alter der Archaeostraken, sondern vielmehr die gleichartige Umbildungstendenz: wie bei den Phyllopoden bildet sich das zweite Extremitätenpaar des Kopfes zu einer den Spaltfußcharakter behaltenden Antenne um, das dritte Paar zur Mandibel, das vierte und fünfte Paar zu den beiden Maxillenpaaren. Wie dort bleibt auch hier der Kopf auf die fünf ursprünglichen Kopfsegmente beschränkt. Wie dort (Anostraken) bildet sich ein Augenstiel und wie dort differenziert sich der Thorax gegenüber einem Abdomen und wird eine den Körper umhüllende Doppelschale gebildet. Wodurch Archaeostraken und primitivste Phyllopoden sich unterscheiden, das ist die geringere Umbildung der Rumpfextremitäten bei den Archaeostraken: der Spaltfußcharakter bleibt erhalten, die Abdominalextremitäten werden nicht vollkommen reduziert. Dadurch bleiben die Archaeostraken umbildungsfähiger. Während von dem stark reduzierten Blattfuß der Phyllopoden eine Differenzierung zu einer Gehextremität nicht mehr möglich ist — die benthonisch werdenden Apusiden zeigen daher nie eine reichere Entfaltung — läßt der

primitivere Spaltfuß der Archaeostraken eine solche zu. Als daher der allmählich einsetzende Größenwuchs die Archaeostraken zwang, die frei schwimmende Lebensweise aufzugeben, konnte eine durchgreifende Umbildung der Extremitäten diese Formen auch an die Bedingungen des Bodenlebens anpassen. Bemerkenswert ist, daß bei den mehr pelagisch bleibenden Leptostraken die Thorakopoden sich dem Blattfußtypus nähern. Wenn die Reduktion der Thorakalbeine zum Blattfußtypus bei den Phyllopoden somit eine Einengung der Anpassungsfähigkeit und eine Beschränkung des Lebensraums bedeutet, so ist es nur die Folge davon, daß stärkeres Größenwachstum — als unzumutbar bei pelagischen Formen — ausgeschlossen blieb — die relativ großwüchsigen Leperditien des Silur verschwanden rasch wieder — und daß die Mundextremitäten schwach blieben, ja teilweise reduziert wurden. Im Gegensatz dazu mußte bei den plastischeren Archaeostraken und ihren Abkömmlingen Größenwachstum und Differenzierung der Mundextremitäten — in Folge davon auch die Ausbildung der Sinnesorgane — aufsteigende Tendenz zeigen. Mit der Bildung der Schale und der Gliederung des Rumpfes in Thorax und Abdomen mußte auch bei den Archaeostraken rasch eine Beschränkung der Segmentzahl auf einen konstanten Wert einsetzen, wie bei den Estherien und ihren Abkömmlingen.

Gleicher Grundtypus der Organisation und weitgehend parallele Umbildung in der Anpassung an pelagische Lebensweise läßt Phyllopoden und Archaeostraken als Abkömmlinge der gleichen Stammgruppe erscheinen (primitivste Formen des Trilobitentypus). Während aber bei Archaeostraken die Extremitäten primitiv erhalten bleiben, daher in verschiedenster Weise und Richtung umbildungs- und anpassungsfähig sind — aufsteigende Entwicklung der Thorakostraken —, machen die Extremitäten der Phyllopoden eine rasche durchgreifende Umbildung zu Ruderplatten durch und verlieren daher weitere Umbildungsfähigkeit — absteigende Entwicklung der Phyllopoden und ihrer Abkömmlinge (Cladoceren, Ostracoden).

Weitestgehende Abweichung vom Grundtyp der Crustaceen zeigen die *Cirripedia* infolge ihrer sessilen Lebensweise und dem dadurch bedingten Verlust der Segmentierung. Ihre geißelförmigen Extremitäten zeigen einen sehr primitiven Habitus. Die Ontogenie macht ein frei schwimmendes Vorfahrenstadium wahrscheinlich

(Cyprisstadium). Die Phyllopoden kommen infolge ihrer differenzierten Blattfüße als Vorfahren nicht in Betracht. Ihr hohes Alter — Untersilur — und die Primitivität ihrer Organisation macht es wahrscheinlich, daß die *Cirripectida* sessil gewordene und dadurch stark modifizierte Abkömmlinge einer dritten, von den Trilobiten durch Übergang zu pelagischer und sekundär zu sessiler Lebensweise abgespaltenen Gruppe darstellen. Die Phylogenie im einzelnen ist noch sehr wenig geklärt.

Die als Arthrostraken zusammengefaßte Gruppe der Ordnungen *Anisopoda*, *Isopoda* und *Amphipoda* hat mit den Thorakostraken gemeinsam die Konstanz der Körpersegmente, indem, wie dort, acht Thorakal- und sieben Abdominalsegmente vorhanden sind. Das letzte Segment ist ebenfalls als Telson extremitätenlos und die Extremitäten des zweitletzten Segments sind als Uropoden entwickelt. Diese Merkmale deuten auf Verwandtschaft mit den Thorakostraken und meist werden daher die Arthrostraken auch als deren Vorfahrenformen aufgefaßt, da das Fehlen eines eigentlichen Cephalothorax, sowie der Augenstiele sie als primitiver erscheinen läßt. Dem steht jedoch entgegen, daß der Augenstiel bei den Thorakostraken schon auf dem ersten Entwicklungsstadium der Archaeostraken entwickelt wird, daß die Thorakopoden der Arthrostraken stets nur einästig sind, indem der Exopodit fehlt, und meist auch in der Ontogenie nicht mehr angelegt wird — nur auf frühen ontogenetischen Stadien der Isopoden wird der Exopodit noch angelegt —, daß ferner die Antenne nur ausnahmsweise noch den ursprünglichen Spaltfußcharakter erkennen läßt, im Gegensatz zu den Thorakostraken, wo selbst noch bei den Dekapoden der Spaltfußcharakter der Antenne deutlich ist, schließlich, daß in sämtlichen Fällen das erste, mitunter auch das zweite Thoraxsegment in den Kopfverband einbezogen sind, während bei den Thorakostraken primär der Kopf auf die fünf Kopfsegmente beschränkt ist.

Der Kopf ist bei den Anisopoden stets mit den beiden vorderen Thoraxsegmenten verbunden und von ungefähr gleicher Breite wie die freien Thorakalsegmente, ähnlich bei den Amphipoden, bei denen aber meist nur ein Thorakalsegment mit dem Kopf vereinigt ist. Bei den Isopoden tritt stets nur ein Segment zum Kopf, aber der Kopf ist stets klein und schmaler als die freien Thoraxsegmente, vielfach vom ersten freien Thoraxsegment auch seitlich noch umgeben. Innerhalb der Abdominalsegmente können weitgehende Verschmelzungen eintreten, primär sind sieben freie Segmente vorhanden; nur selten sind die Thoraxsegmente miteinander verschmolzen. Antennulen entweder mit einer Geißel und vielfach rudimentär (Isopoden) oder mit zwei sehr verschieden langen Geißeln (Amphipoden und Anisopoden). Die Antenne sehr verschiedenartig modifiziert, vielfach rückgebildet; Exopoditanhang meist vollkommen reduziert (Isopoden, Amphipoden), nur mitunter noch

rudimentär vorhanden (ein Teil der Anisopoden). Mandibel und die beiden Maxillen entweder gut entwickelt, vielfach noch den Spaltfußcharakter zeigend, oder teilweise rückgebildet. Erster Thorakopod in allen Fällen als Maxilliped stark verkürzt und umgebildet, stark nach der Medianlinie verschoben. Die sieben hinteren Thorakopodien sind als einästige, meist sechsgliedrige Beine relativ gleichartig nur bei den Isopoden entwickelt, obwohl nach Haltung und Funktion eine vordere Gruppe (meist Thorakopod zwei bis vier)

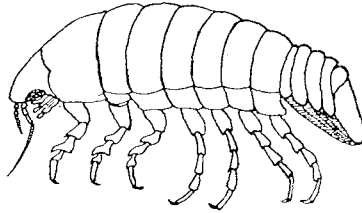


Fig. 70. *Isopoda*, Gatt. *Cirolana*, rezent (n. GERSTAECKER).

und eine hintere (fünf bis sieben) deutlich geschieden ist. Bei den Anisopoden ist der zweite Thorakopod als Scherenbein, die übrigen als normale Gehbeine ausgebildet. Bei den Amphipoden sind das zweite bis fünfte Paar als Greiforgan mit Klaue, das sechste bis achte Paar als Kriechorgan entwickelt; das zweite und dritte Paar können als Kieferbeine noch besondere Umbildung zeigen. Die Pleopoden sind bei den Anisopoden als einfache Spaltbeine mit je eingliedrigem, blattförmigem Spaltast ausgebildet; bei den Uropoden können die Spaltäste als lange gegliederte Geißeln entwickelt sein. Die fünf Pleopodenpaare der Isopoden zeigen ähnliche Ausbildung, können aber stark verbreitert

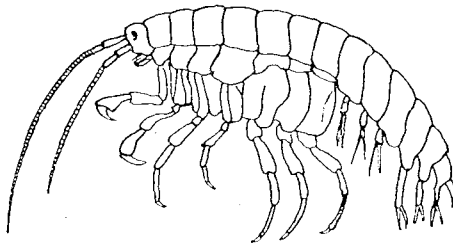


Fig. 71. *Amphipoda*, Gatt. *Amphitoë*, rezent (n. GERSTAECKER).

sein; die Uropoden sind meist kurz und schmal reduziert. Bei den Amphipoden sind die drei vorderen Abdominalextrimitäten gleichartig, indem an das einfache Basalglied die beiden Spaltäste in Form von geißelähnlichen Anhängen ansetzen. Die drei hinteren Paare sind unter sich wiederum gleichartig, indem an das Basalglied die beiden Spaltäste als ovale ungliederte Platten inserieren. Die Respiration wird bei den Anisopoden durch die Innenwand der nach unten umgebogenen Epimere des Kopfes besorgt, bei den Isopoden durch die blattförmigen Endopodite der Pleopoden, bei den Amphipoden durch Anhängen an den Basalgliedern der Thorakopoden.

Die Differenzierung der drei hierher gehörigen Ordnungen ist somit sehr verschiedenartig, so daß keine als primitiv den beiden andern gegenüber charakterisiert werden kann. Das allen gemein-



same, daß der Exopodit an den Thorakopoden und in der Ontogenie nicht mehr oder höchstens in sehr frühen Stadien angelegt wird, deutet auf primär benthonische Lebensweise; die freischwimmende, pelagische Lebensweise ist schon bei den anzunehmenden Vorfahren endgültig aufgegeben worden. In der gleichen Richtung deutet auch das Fehlen eines Karapax, das demnach wohl auch als primär zu deuten ist, wofür ja auch das Fehlen gestielter Augen spricht. Die Differenzierung des vordersten Thorakopodenpaares und die Einbeziehung des ersten Thoraxsegments in den Kopf kann dieser Annahme nicht widersprechen. Aber die Differenzierung in Thorax und Abdomen, und zwar an der gleichen Stelle wie bei den Thorakostraken und die Entwicklung von Uropoden? Sollte hierin nicht doch ein Hinweis darauf zu sehen sein, daß ein thorakostrakenähnlicher Karapax vorhanden war? Dieser Gedanke ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, zudem da die Lage der Geschlechtsöffnungen am 11., bzw. 13. Segment die gleiche ist wie bei den Thorakostraken, ein auffälliger Hinweis auf Verwandtschaft. Bemerkenswert ist auch, daß bei den Thorakostraken auf der Entwicklungsstufe der Pygocephalomorphen das vorderste Thorakopodenpaar zu Maxillipeden schon umgebildet war, aber noch sieben vollkommen homonome Pereiopodenpaare vorhanden waren, daß fernerhin auf diesem Stadium die Syncariden durch Verlust des Karapax sich herausgebildet haben, die damit einen Typus darstellen, der in seiner Körpergliederung vollkommen den Arthrostraken entspricht und sich von ihnen nur durch die geringere Differenzierung der Thorakalextremitäten unterscheidet. Das unterscheidende Merkmal des Augenstiels, der ja nach Reduktion des Karapax funktionslos wird, ist bei den Syncariden in Reduktion begriffen, indem der Augenstiel bei vereinzeltten Gattungen fehlt. Alle weiteren Unterschiede sind nur gradueller Natur — ist die Antennule der Syncariden normal zweigeißlig, so tritt bei den Arthrostraken mitunter noch eine rudimentäre zweite Antennulengeißel auf, ist der Exopodit der Antenne bei den Syncariden noch deutlich vorhanden, so tritt er hier schwach rudimentär vielfach noch auf; der Exopodit der Thorakopoden bei den Arthrostraken ist deutlich nur rückgebildet, usf. —; all diese Unterschiede sind vollkommen zu verstehen aus der fortschreitenden Anpassung an benthonische Lebensbedingungen der Arthrostraken; daß die Syncariden in der gleichen Entwicklungsrichtung liegen, wurde schon früher gezeigt. Aus all diesem geht

eindeutig hervor, daß die Arthrostraken stark differenzierte Abkömmlinge der Syncariden sind\*).

Eine positive Entscheidung dieser Frage durch Übergangsformen aus dem palaeontologischen Material ist nicht zu erbringen. Anisopoden kennen wir fossil überhaupt nicht, Amphipoden nur aus dem Tertiär, Isopoden erst von Beginn des Mesozoikums an (ausführliche Zusammenstellung des Materials bei VAN STRAELEN). Immerhin deutet gerade diese Tatsache, daß wir Isopoden, wenn auch nicht häufig, so doch aus ziemlich allen Formationen vom Mesozoikum an kennen, während sie in den Ablagerungen des Rotliegenden und des Karbon, wo doch Crustaceen relativ häufig sind, vollkommen fehlen, darauf hin, daß Isopoden in dem jüngeren Paläozoikum noch fehlten, bzw. durch ihre Vorstufe, die Syncariden vertreten sind. Vielleicht dürfte auf diese Frage einiges Licht fallen, wenn die Syncariden des jüngeren Palaeozoikums einmal eingehend und kritisch revidiert sein werden; daß deren Umbildung auf den Typus der Arthrostraken hin geht, ergibt sich aus der Tatsache, daß neben Formen mit normalen Spaltbeinen auch solche mit einfachen Gehbeinen auftreten z. B. *Gampsonyx*.

Dem könnten einige als Arthrostraken oder Vorfahrenformen derselben beschriebene palaeozoische Formen entgegengehalten werden. So werden *Necrogammarus* WOODWARD aus dem Ludlow und *Prosoponiscus* KIRKBY aus dem Zechstein meist zu den Amphipoden gestellt. Von beiden Gattungen kennen wir die Extremitäten nicht. Was von ihnen bekannt ist, könnte eine Zureihung zu Pygocephalomorphen oder Syncariden oder aberranten Phyllopoden mit dem gleichen Recht ermöglichen. Zum mindesten ist eine Gegenbeweiskführung von hier aus nicht möglich, wenn gleich natürlich solche fragmentarischen Funde „durch Ergänzung der fehlenden Teile und besonders durch die Ausstattung mit Gammaridengliedmaßen“ sich jederzeit „zu einem Amphipodenbilde vervollständigen“ lassen (GERSTAEKER). Ebenso verhält es sich mit den angeblichen Vorfahrenformen der Isopoden. Von *Arthropleura* kennen wir einige Extremitäten, aber in einer Unvollständigkeit, daß keinerlei Schlüsse daraus zu ziehen sind. Das Vorhandensein von Scheren, das ANDRÉE nachwies, beweist nichts, da Scheren sowohl innerhalb der Crustaceen überall auftreten können, aber auch außerhalb der Crustaceen bei Arthropoden bekannt sind. Die Ausbildung der Sternalplatten hat keinerlei Parallelen unter anderen Crustaceen, so daß schon dieses Merkmal der Gattung eine vollkommen isolierte Stellung zuschreibt. Die hohe Zahl der Segmente — nach CALMAN außer dem Kopf mindestens 28 — spricht eindeutig gegen die Malakostrakennatur, ebenso das Fehlen einer Diffe-

\*) Zu einer prinzipiell ganz ähnlichen Auffassung hinsichtlich der Arthrostraken und ihrer Beziehungen zu den Thorakostraken ist, wie Verf. nachträglich feststellte, schon BOAS 1883 auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen gelangt, ohne freilich diese Ansicht zu allgemeiner Anerkennung bringen zu können. (BOAS, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morpholog. Jahrb. Bd. 8, Leipzig 1883.)

renzierung von Thorax und Abdomen, zudem da Herausbildung einer solchen ohne die Annahme eines thorakostraken Durchgangsstadiums unvorstellbar ist. Auf der andern Seite läßt die sehr vollständige *Arthropl. Moysseyi* CALM. die Möglichkeit einer Zugehörigkeit zu Myriapoden ins Auge fassen (große Zahl und Homonomie der Körpersegmente). Die Größe und das Vorhandensein der Epimeren ist nicht ausschlaggebend; denn wir wissen von den jungpalaeozoischen Myriapoden, daß sie sowohl relativ groß wurden, wie auch, daß vielfach epimerenähnliche Auswüchse an den Segmenten auftreten (*Euphoberia* und ähnliche Gattungen). Wesentlich näher dem Isopoden-Typus kommt die devonische Gattung *Oxyuropoda* CARPENTER und SWAIN. Nicht allein die Differenzierung des Körpers in Thorakal- und Abdominalsegmente die Zahl von sieben freien Thorakal- und sechs Abdominalsegmenten, sondern auch der kleine Kopfschild nähern diese Form stark den Isopoden. Andererseits zeigen die Augen eine den Trilobiten entsprechende Lage auf der Dorsalseite des Kopfschildes — bei den Isopoden liegen die Augen randlich. Außerdem fehlen Uropoden, dafür ist eine Furca vorhanden. Die Extremitäten sind überhaupt nicht bekannt. Die Dorsalseite der Segmente zeigt so weitgehende Übereinstimmung mit *Arthropleura*, daß CALMAN sogar schreiben konnte: „Wenn *Arthropleura* kein Isopode ist“ daß davon keine Rede sein kann, ja daß *Arthropleura* vermutlich nicht einmal ein Crustacee ist, wurde gezeigt — „so gewinnen die Zweifel an der Isopodenatur von *Oxyuropoda* an Stärke“. Auch diese Gattung muß demnach als zu den Isopoden gehörig ausscheiden. Die oben gewonnenen Zusammenhänge sind durch das palaeontologische Material sonach wenigstens durch negative Befunde durchaus zu bestätigen.

Damit scheiden auch alle möglichen Beziehungen zwischen Isopoden und Trilobiten, die immer wieder angenommen wurden, aus dem Bereich der Möglichkeit. Die Ähnlichkeiten zwischen den Trilobiten und einigen Isopodengattungen sind einzig das Ergebnis konvergenter Anpassung. Jede Andeutung zu einer Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen geht ja den Trilobiten ab und bei dem primären Fehlen jeglicher Karapaxbildung kann eine solche auch gar nicht statthaben, zeigen uns ja doch die Isopoden, daß — eben infolge des Verlustes eines Karapax — diese vorhandene Scheidung, wenigstens äußerlich, sich nahezu vollkommen verwischt! Schon diese Tatsache spricht so klar, daß jede weitere Bemerkung hinfällig wird.

Es bleiben noch die beiden Gruppen der Copepoden und der ausgestorbenen Cycloidea. Die konstante Segmentzahl des Copepodenkörpers deutet auf stärkere Differenzierung. Die Trennung von Thorax und Abdomen ist ein Zeichen dafür, daß ein mit Karapax versehenes Entwicklungsstadium durchlaufen wurde. Die unpaare Ausbildung der Geschlechtsorgane (Ovar und Hoden) ist Beweis dafür, daß eine stark degenerative Gruppe vorliegt. Die Tatsache, daß das vorderste Thoraxsegment mit dem Kopf vereinigt ist, wie bei Pygocephalomorphen und Arthrostraken, im Gegensatz zu Phyllopoden und Archaeostraken, deutet dahin, daß stark degenerierte Abkömmlinge der Arthrostraken oder Pygocephalomorphen vorliegen. In gleicher Richtung deutet die mit den Malakostraken gemeinsame Lage der Genitalöffnung im 13. Segment. Die geringe Anzahl von Körpersegmenten kann nicht dagegen sprechen. Sie ist vielmehr unmittelbare Folge der degenerativen Umbildung,

indem die fortschreitende Abgliederung von Segmenten einfach schon frühzeitig abgebrochen wird; daß dem tatsächlich so ist, geht aus der Verteilung der Segmente hervor: hinter dem Kopf folgen vier oder fünf Thoraxsegmente; die beiden vorderen Abdomensegmente gehören aber morphologisch und dadurch, daß sie vielfach noch Extremitäten tragen enge zum Thorax. Der Thorax ist also — einschließlich des hintersten, in Wirklichkeit zum Thorax gehörigen Kopfsegments — mit acht Segmenten noch normal entwickelt, aber die beiden hinteren sind in Rückbildung begriffen. Demgegenüber ist das Abdomen mit zwei oder drei oder vier freien Segmenten — exkl. der beiden vorderen, die zum Thorax zu rechnen sind — deutlich reduziert. Es erfolgt mit andern Worten eine Verminderung der Segmentzahl durch Abbau vom hinteren Körperende her, bzw. da die Abgliederung der Segmente in der Ontogenie stets am hinteren Körperende erfolgt, ein verfrühter Abbruch der Ontogenie; die Copepoden sind gewissermaßen auf Jugendstadien stehen gebliebene, degenerative — neotenische — Pygocephalomorphen. Ein Vergleich der Copepoden mit Jugendstadien der Schizopoden illustriert dies sehr schön.

Die Stellung der *Cycloidea* ist — soweit dies im Rahmen unserer heutigen Kenntnisse von diesen Formen möglich ist — erst neuerdings durch GLAESSNER diskutiert worden, so daß ein Eingehen hierauf erübrigt wird. Die *Cycloidea* sind demnach als frühzeitig benthonisch angepaßte Phyllopoden oder Phyllocariden — das letztere scheint mir wahrscheinlicher — anzusehen.

Daraus resultiert:

1. Der primitivste Crustaceentyp besaß einen aus fünf Segmenten zusammengesetzten einheitlichen Kopf mit einem ein-geißligen Paar von Antennulen und vier Paaren als Mundgliedmaßen funktionierender, nicht oder kaum modifizierter Spaltbeine. Der Körper war von einer wechselnden Anzahl vollkommen homonom gebauter Segmente gebildet, von denen jedes ein einfaches Spaltbeinpaar mit einem Kiemenanhang trug. Das letzte Segment war extremitätenlos (Telson). Diesem Typus kommen die primitiven Trilobiten am nächsten.

2. Dieser Grundtypus tritt im Kambrium in vier verschiedenen Anpassungsformen auf.

3. Die am geringsten modifizierte Anpassungsform ist der Trilobitentypus. Der kräftige Dorsalpanzer und die Pleuren — als

Schutz für die Extremitäten und Kiemenanhänge gegen die Dorsal-seite infolge benthonischer Lebensweise — sind das einzige, was den Trilobitenkörper primär vom Grundtypus unterscheidet. Die fortschreitende Differenzierung bedingt mannigfache Modifikationen, ohne die Grundorganisation zu ändern.

4. Der Typus der *Cirripedia* ist bedingt durch Aufgabe freier Beweglichkeit (Festwachsen).

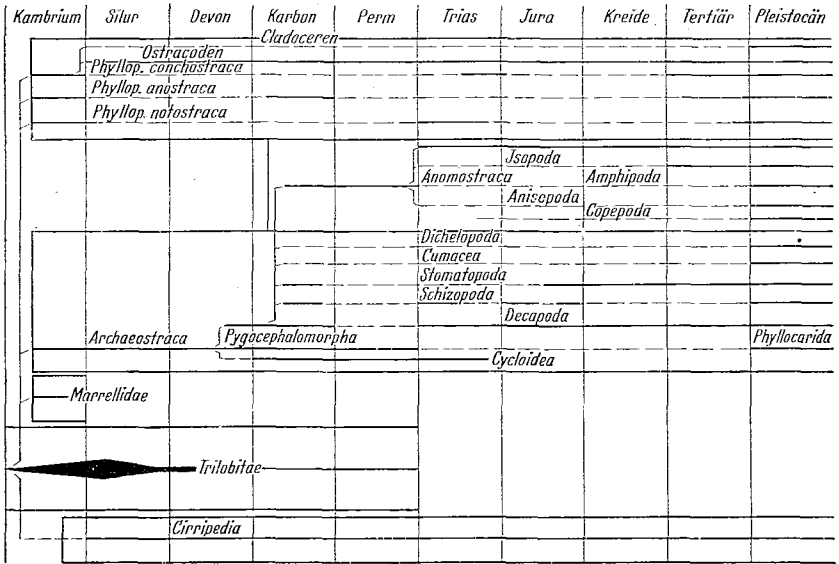


Fig. 72. Entwicklungsschema der Crustacea.

5. Dem steht das andere Extrem gegenüber, das durch pelagische Anpassung bedingt ist: der notwendige allseitige Schutz für den Körper führt zur Bildung einer Schale und damit zur Differenzierung des Körpers in Thorax und Abdomen. Rasch durchgreifende pelagische Umbildung führt zum Verlust des Spaltbeines — absteigende Linie der Phyllopoden.

6. Geringere Umbildung führt zu der aufsteigenden Linie der Archaeostraken, bei denen das Spaltbein erhalten bleibt.

7. Sekundärer Verlust der Schale im Verfolg bestimmter Anpassung bedingt in der Gruppe der *Phyllopoda* die Anostraken, und in der Gruppe der Archaeostraken die Arthrostraken, wobei das ursprüngliche Vorhandensein des Karapax durch die Körperdifferenzierung — Thorax und Abdomen — immer noch angedeutet wird.

8. Im System würden sich diese Ergebnisse folgendermaßen ausdrücken:

**Unterstamm: *Arthropoda branchiata* = *Crustacea*.**

**1. Klasse: *Trilobitae*.**

Zweites Extremitätenpaar noch als normaler Spaltfuß ausgebildet; Mundgliedmaßen kaum modifizierte Spaltbeine. Körpergliedmaßen homonom, ebenfalls einfache Spaltbeine. Seitenteile der Segmente zu den die Extremitäten überdeckenden Pleuren verbreitert.

**2. Klasse: *Cirripedia*.**

Extremitäten primitiv geißelförmig. Segmentierung unterdrückt. Infolge fossiler Lebensweise aberrant umgebildet.

**3. Klasse: *Eucrustacea*.**

Zweites Extremitätenpaar als Antenne, drittes als Mandibel, viertes und fünftes als Maxillen ausgebildet. Differenzierung der Körpersegmente in einen Thorax (acht Segmente) und ein Abdomen (meist sieben Segmente). Karapax primär vorhanden.

1. Unterklasse: *Phyllocarida*.

Die fünf Kopf- und acht Thorakalsegmente deutlich getrennt. Schale zweiklappig. Telson mit Furka.

1. Ordnung *Archaeostraca*.

Nebenordnung *Leptostraca*.

Anhang: *Cycloidea*.

2. Unterklasse: *Thoracostraca*.

Sämtliche oder nur die vorderen Thorakalsegmente mit dem Kopf vereinigt. Einheitlicher Karapax vorhanden. Vordere Thorakopodenpaare im Dienst der Nahrungsaufnahme. Durch Telson und Uropoden ein Schwanzfächer gebildet.

2. Ordnung *Pygocephalomorpha*.

Nebenordnungen: *Schizopoda*, *Dichelopoda*, *Stomatopoda*, *Cumacea*.

3. Ordnung *Decapoda*.

Unterklasse 2a: *Anomostraca*.

Wie die *Thorakostraca*, aber mit rückgebildetem Panzer, so daß nur noch das vorderste Thorakalsegment mit dem Kopf vereinigt ist.

4. Ordnung *Synsacarida*.

Unterklasse 2b: *Arthrostraca*.

Wie *Anomostraca*, aber stets mit sitzenden Augen und ohne Exopodit an den Thorakopoden.

5. Ordnung *Anisopoda*,

6. Ordnung *Isopoda*,

7. Ordnung *Amphipoda*.

Nebenordnung *Copepoda*.

Nebenklasse 3a: *Entomostraca*.

Differenzierung der Kopfextremitäten wie bei *Eucrustacea*, Thorakalbeine zu Blattfüßen reduziert; Abdominalsegmente extremitätenlos; Telson mit Furca.

1. Ordnung *Phyllopoda*,

2. Ordnung *Cladocera*,

3. Ordnung *Ostracoda*.

9. Übergangsformen zwischen den vier Anpassungstypen der *Crustacea* gibt es nicht, auch nicht zwischen Trilobiten und Phyllopoden trotz den mittelkambrischen *Marellidae* WALC. (vgl. Anm. 3).

10. Die *Trilobitae* treten formenreich schon im Unterkambrium auf. *Eucrustacea* (*Archaeostraca*) und *Entomostraca* (*Phyllopoda*) sind im Unterkambrium selten und erscheinen reichlich und typisch im Mittelkambrium. Die *Cirripedia* treten erst mit Untersilur auf (ältere Reste fraglich).

11. Die Aufspaltung ging also schon im Unterkambrium vor sich, und zwar zweifellos von primitivsten Trilobitentypen. Das Fehlen jeglicher Übergangsformen läßt ein plötzlich sprunghaftes Aufspalten vermuten. Denn es wäre sonst nicht einzusehen, weshalb in der doch recht gut bekannten kambrischen Fauna nur typische Trilobiten, Phyllopoden usw. gefunden wurden, aber nie Übergangsformen. Ein Zurückverlegen der Übergangsformen in vorkambrische Zeiten steht in

Widerspruch zu der Tatsache, daß Archaeostraken und Phyllopoden im Gegensatz zu den Trilobiten erst mit dem Mittelkambrium typisch auftreten.

12. Das gleich sprunghafte Aufspalten und Auftreten neuer Anpassungs- und Organisationstypen ohne Übergangsformen charakterisiert die Entwicklung der *Crustacea* auch sonst: so läßt sich wohl eine Annäherung zwischen Archaeostraken und Pygocephalomorphen feststellen, aber der Übergang ist sprunghaft, ebenso zwischen Pygocephalomorphen und Syncariden, zwischen Syncariden und Isopoden, zwischen *Palinura* und *Eryonidea*, zwischen *Palinura* und *Dromiacea*, zwischen Dromiaceen einer- und Xanthoiden und Oxytomen anderseits. In scharfem Gegensatz zu diesem sprunghaften Auftreten neuer Typen steht die kontinuierliche Fortentwicklung, sobald ein Typus einmal da ist, so bei den *Palinura* bei den *Eryonidea*, ebenso innerhalb zahlreicher Trilobitenlinien usw.

## 2. Die Vertebraten<sup>4</sup>).

Die ältesten Stadien des Entwicklungsganges und der Entfaltung im Wirbeltierstamm sind nur recht lückenhaft bekannt, so daß eine genauere Rekonstruktion desselben noch nicht gewagt werden kann. Immerhin geben die grundlegenden Untersuchungen O. JAEKELS, sodann neuerdings KIAERS und vor allem A. STENSJÖS die Möglichkeit zu einigen eindeutigen, aber grundsätzlichen Feststellungen.

1. Vereinzelt im Untersilur schon, in reicher Entfaltung aber im Obersilur treten die Cyclostomen auf, und zwar gleich getrennt in zwei Hauptgruppen (*Cephalaspidomorpha* und *Pteraspidomorpha*), die beide mit verschiedenartigen Anpassungstypen vertreten sind (*Cephalaspida*, *Anaspida*, bzw. *Pteraspida*, *Drepanaspida*). Gemeinsam mit den rezenten Cyclostomen ist das Fehlen eigentlicher Kiefer (*Agnathi*), Vorhandensein einer nur unpaaren Riechplakode (*Monorhina*), Ausbildung der Kiemen als Ausstülpungen vom Entoderm ohne Mitwirkung des Ektoderms, sowie das Fehlen paariger Extremitäten. Den palaeozoischen Formen im Gegensatz zu den rezenten kommt außerdem noch zu ein kräftiges, knöchernes Hautskelett, sowie ein wenigstens teilweise verknöchertes Endokranium; beide Eigenschaften zeigen aber schon innerhalb der palaeozoischen Formen die eindeutige Tendenz der Rückbildung (allmählicher Zerfall des Panzers in kleinere Platten bei den



*Pteraspidae*; Abbau des Panzers bei *Tremataspidae* und *Cephalaspidae* usw. vgl. STENSJÖ). Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß Vorhandensein eines Hautpanzers, sowie eines knöchernen Innenskeletts ein primäres Merkmal der Cyclostomen war, daß somit das Knorpelkranium der rezenten Cyclostomen nicht primitiv ist, sondern Ergebnis absteigend degenerativer Entwicklung. Das Vorhandensein der unpaaren Riechplakode schon bei den noch nicht degenerativen Silurformen ist beweisend dafür, daß die unpaare Nasenöffnung der rezenten Cyclostomen kein sekundäres Merkmal ist und auf eine normal paarige zurückgeht (wie bei Krokodiliern und Testudinaten), sondern daß sie in dieser Weise von vornherein schon ausgebildet war. Das entspricht der aus der Ontogenie gewonnenen Ansicht, daß die Riechplakode dem Urmund homolog und die paarige Nase der übrigen Vertebraten eine sekundäre Neubildung ist. Die paarige Anlage der *Lobi olfactorii* spricht nicht dagegen; denn sie ist nicht durch das paarige Nasenorgan, sondern durch die bilaterale Anlage des Gehirns bedingt. Im einzelnen darauf einzugehen würde zu weit führen; vgl. bei JAEKEL. Die Atmungsorgane (Atmung durch einfache Ausbuchtungen vom Vorderdarm), der noch deutlich vorhandene Urmund, das Fehlen von Kiefern und paarigen Extremitäten läßt die silurischen Cyclostomen — in Übereinstimmung mit ihrem geologischen Alter — als die primitivste Stufe des Vertebratenstamms erkennen. Die Vorstellung der Entstehung des Vertebratentypus aus vermoiden Formen infolge der durch die Gehirnentwicklung bedingten Körperumkehr (JAEKEL) stößt auf keine allzu großen Schwierigkeiten. Anzeichen für terrestrische Herkunft der Cyclostomen (rudimentäre Extremitäten) sind nicht vorhanden, wenn gleich das Wohngebiet z. T. wohl im Süßwasser war. Die vielfach benthonische Lebensweise, z. T. als Schlammbewohner, ermöglichte den Übergang zu halb terrestrischer — amphibischer — Lebensweise.

2. Fast gleichzeitig mit den Cyclostomen, nur wenig später, tritt die zweite Stufe der Entwicklung des Vertebratenstamms auf, im Unterdevon, wiederum mit reicher und ganz verschiedenartig differenzierter rascher Entfaltung: *Antiarchi* und *Arthrodira*. Gemeinsam mit den silurischen Cyclostomen ist das Vorhandensein eines Hautskeletts, mit allerdings anderer Platteneinteilung. Dagegen ist die Nasenöffnung schon paarig; ferner sind Kiefer vorhanden, allerdings noch sehr schwach und klein; auch scheint

eine echte Kiefermuskulatur noch nicht entwickelt gewesen zu sein („Fallgeiß“). Kiemen unbekannt, aber vermutlich rein entodermaler Natur. Grundsätzlich aber ist das Auftreten paariger Extremitäten. *Antiarchi* und *Arthrodira* gingen vom Festland — vom Oldredkontinent — aus. Die *Antiarchi* blieben darauf beschränkt, während die *Arthrodira* in die devonischen Meere in großer Formenfülle ausstrahlten. Die Bedingungen des Landlebens führten zur Bildung von paarigen Extremitäten — die Frage nach dem Wie ist vorläufig nicht zu beantworten; im vorliegenden Zusammenhang genügt die Feststellung der Tatsache —, die jedoch in den beiden Gruppen auf grundsätzlich verschiedenem Wege hervorgebracht wurden: bei den *Antiarchi* vom Hautskelett aus (Seitenorgan), bei den *Arthrodira* in Anlehnung an das Achsenskelett. Dem von den *Antiarchi* eingeschlagenen Weg fehlte, da er starr an das Vorhandensein eines kräftigen Panzers gebunden war, Anpassungs- und Entwicklungsfähigkeit. Um so entwicklungsfähiger hat sich der Bauplan der *Arthrodira* erwiesen. Gegenüber Arthrodiren und Antiarchen sind die silurischen Cyclostomen zweifellos ancestral. Die großen Regressionen des Obersilur, die Herausbildung des Oldredkontinents begünstigten den Übergang der — oder eines Teiles der — selber schon infolge ihrer Organisation Tendenz zu amphibischer Lebensweise zeigenden silurischen Cyclostomen auf das feste Land, und dieser Wechsel des Mediums seinerseits dürfte mit Anlaß zu der raschen Umbildung dieser primitiven Formen gewesen sein.

3. Ebenfalls vom Devon ab — wiederum gleich mit relativ großer Formenfülle — treten die Selachier auf. Die ältesten, aus dem Devon bekannten Schädel zeigen großenteils ein knöchernes, wohl entwickeltes Endokranium, so daß auch hier wieder die Annahme unabweislich ist, daß der Knorpelschädel der rezenten und jüngeren Selachier das Ergebnis absteigender Entwicklung ist. Absteigende Entwicklung zeigen auch die paarigen Extremitäten: die ausgesprochen axial gebauten Flossen der vom Devon an auftretenden Cladodontiden sind nur verständlich als ursprüngliche Landextremitäten. Fortschreitende Rückbildung der Flossenachse führte zu allmählicher Herausbildung typischer Ruderflossen. Herkunft vom Festland und sekundärer Übergang zu mariner Lebensweise wird damit auch für die Selachier wahrscheinlich. Die Ausbildung des Endokraniums der Selachier hat viele Ähnlichkeiten mit dem der Arthrodiren (n. STENSJÖ), so daß engere Verwandtschaft

anzunehmen ist. Die vollständige Reduktion des Hautpanzers zu Placoidschuppen — Ähnliches zeigen schon die Coelopiden —, die stärkere Ausbildung der paarigen Extremitäten sowie die normale Entwicklung der Kieferbogen entsprechend den höheren Vertebraten — primitiver Zustand die Amphistylie; Hyostylie der höheren Selachier und Autostylie der Holocephalen sind sekundäre Anpassungserscheinungen — lassen die Selachier jedoch höher differenziert erscheinen als die Arthrodiren; die Umbildung infolge terrestrischer Lebensweise war durchgreifender und rascher als bei den stabileren und daher auf einem primitiveren Stadium verharrenden — oder frühzeitig aberrant angepaßten? — Arthrodiren. Die Rückkehr zu aquatischer Lebensweise bedingt jedoch hier, wie bei den Arthrodiren, eine Rückbildung wichtiger Organisationsmerkmale und damit absteigende Entwicklung, aberrierende Differenzierung, von der aus ebensowenig, wie von den Arthrodiren aus, mehr ein Weg zu den höheren Vertebraten führt. Abgesehen von allem anderen zeigt das schon die Ausbildung des Achsenskeletts (Chordawirbel).

Wenn den silurischen Cyclostomen mit noch teilweise knöchernem Innen- und kräftigem Hautskelette eine ausgesprochen ancestrale Stellung zukommt, so sind die rezenten Formen nur degenerativ aberrante Relikte. Übergang zu terrestrischer Lebensweise gibt der Entwicklung einen starken Anstoß: Während nun die Antiarchen gewissermaßen eine fehlgeschlagene Anpassung darstellen, lassen die Arthrodiren zwar schon den Bauplan der höheren Vertebraten in ihren Extremitäten erkennen, die Gesamtumbildung des Organismus ist aber nur wenig durchgreifend: Rückkehr zu aquatischer Lebensweise, absteigende Entwicklung ist die notwendige Folge. Das gleiche gilt für die Selachier; zwar war die Umbildung wesentlich intensiver, ohne aber doch eine wirkliche Anpassung an die Verhältnisse des Festlandes zu ermöglichen. Eine wirklich weiterbildungs- und anpassungsfähige Umbildung des Organismus findet erst in einem vierten, ebenfalls von hier ausstrahlenden Stamm statt, bei den Crossopterygiern. Wenn diese auf der einen Seite — Erhaltenbleiben des Hautpanzers am Schädel — primitiver bleiben als die Selachier, so tritt auf der andern Seite in dem Organ, das durch den Mediumswechsel am intensivsten betroffen wurde, in dem Atmungsorgan, eine grund-

sätzliche Umstellung auf. Die Selachier — und mit größter Wahrscheinlichkeit die *Antiarchi* und *Arthrodira* — zeigen die grundsätzlich gleichen Verhältnisse wie die Cyclostomen: einfache Kiementaschen, vom Vorderdarm aus gebildet und im hinteren Kopfabchnitt oder im Hals an der Körperoberfläche austretend und von Ektoderm ausgekleidet. Luftatmung war mit diesem, der Ver-trocknung sehr stark ausgesetzten Organ natürlich nicht möglich. Bei dem Crossopterygierstamm wächst nun die hintere Kiementasche stark aus; sie bricht nicht nach der Körperoberfläche, sondern gewissermaßen in den vorderen Teil des Rumpfes durch. Dadurch blieb sie gegenüber Austrocknung stark geschützt und war — als Lunge — ein für Luftatmung geeignetes und weiterbildungsfähiges Organ. Der Bauplan der Crossopterygier wurde dadurch zu dem am mannigfaltigsten sich weiterbildenden.

Die Crossopterygier selber sind typische Wasserbewohner, typische Fische; aber sie sind es ebensowenig primär wie Selachier und Arthrodiren; auch sie zeigen in ihren primitivsten Vertretern ausgesprochen axialen Bau der paarigen Flossen und erst allmählich eine Umbildung zu typischen Ruderplatten durch Reduktion der Längsachse; auch sie strahlen vom Oldredkontinent aus — die primitivsten Formen, die Holoptychidae —, sind noch auf ihn beschränkt; erst stärker differenzierte Formen gehen auch in die Meere über. Der Tatsache des Wasserlebens zufolge erfolgt auch Kiemenatmung, aber auf anderer Grundlage als bei Selachiern und Arthrodiren. Die letzte Kiementasche war schon in den Rumpf zurückverlegt — „Schwimmlase“ —, funktionierte bei den Crossopterygiern aber zweifellos in ähnlicher Weise wie bei den Dipnoern als Lunge. Nur die vorderen Kiementaschen dienten der Kiemenatmung: aber diese Kiemen waren nicht mehr entodermal, sondern, wie aus dem Vorhandensein der Opercularplatten eindeutig hervorgeht, schon ektodermal. Das besagt: der Übergang zur Luftatmung hatte den Durchbruch der Kiementaschen zur äußeren Körperoberfläche unterdrückt; der sekundäre Übergang zum Wasser ließ die Kiemen neu entstehen vom Ektoderm aus, wobei die hintere schon stark umgewandelte Kiementasche sich nicht mehr zur Kieme zurückbildete. Die Crossopterygier sind also nur zu verstehen als Abkömmlinge von Landtieren, zeigen aber schon wieder weitgehende Anpassungen an das Wasserleben.

Während nun Arthrodiren und Selachier — eben da nur eine teilweise Umstellung auf Landleben eingesetzt hatte und gerade

das Atmungsorgan nicht mit betroffen war — ausnahmslos rasch wieder aquatisch werden, ist es innerhalb des Crossopterygierstamms nur ein Teil, der wieder ins Meer zurückwanderte, eben die Crossopterygier i. e. S., für den Rest bestand die Möglichkeit weiterer terrestrischer Anpassung. Ein eigenartiger, auf dem amphibisch-terrestrischen Stadium der primitivsten Crossopterygier stehen gebliebener bzw. von hier aus sich differenzierender Stamm sind die Dipnoer, die im Devon des Oldredkontinents erscheinen, zunächst mit Formen, die sich von primitiven Crossopterygiern nur unscharf trennen. Immerhin bedingte die terrestrische Lebensweise eine grundsätzlich andere Differenzierung der Extremitäten und frühzeitige Ausbildung autostyler Kiefergelenkung, während bei den Crossopterygiern mit der nektonischen Anpassung — wie bei den nektonischen Selachiern — Hyostylie sich herausbildete.

In orthogenetischer Weiterbildung der primär terrestrischen Vertreter des Crossopterygierstamms liegen aber die mit dem Karbon formenreich auftretenden Embolomeren, als die ältesten und primitivsten Vertreter der eigentlichen Tetrapoda. Daß zwischen den Crossopterygiern und primitiven Stegocephalen enge Beziehungen bestehen, ist schon relativ früh erkannt worden. Neuerdings hat WATSON durch die erneute, eingehende Untersuchung der karbonischen Embolomeren die ganzen Verhältnisse wesentlich klären können. Das wohl verknöcherte Endokranium der Embolomeren zeigt demnach weitgehende Ähnlichkeit mit dem ebenfalls verknöcherten Endokranium primitiver Crossopterygier — daß bei diesen ein knöchernes Endokranium vorhanden war, hat auch STENSJÖ zeigen können —, ebenso das aus Hautknochen gebildete Schädeldach, der Gaumen und die Lage der inneren Nasenöffnungen. Von besonderer Bedeutung aber scheint die Ausbildung des Schultergürtels. Den gesamten primitiven Vertebraten ist gemeinsam der Besitz eines Kopf und vorderen Rumpfabschnitt (Brust) umschließenden Panzers (Cephalothorax). Als innerhalb der terrestrischen Abkömmlinge der silurischen Cyclostomen sich paarige Extremitäten entwickelten, konnte das vordere Extremitätenpaar neben seiner Anlehnung an das Achsenskelett sich auch auf die Knochenplatten des Cephalothorax stützen, die damit die Funktion des Schultergürtels mit übernahmen. Eine große Beweglichkeit kann die Vorderextremität dadurch natürlich nicht bekommen, da ja diese Panzerplatten nicht oder nur schwach beweglich mit den übrigen Cephalothoraxknochenplatten verbunden sind.

Dieser primäre Zustand konnte erhalten bleiben bei den Crossopterygiern i. e. S. und ihren Abkömmlingen, da bei ihnen als aquatisch nektonisch lebenden Formen der Vorderextremität bei der Fortbewegung keine allzu große Bedeutung zukam, wenigstens nicht als selbständig stark beweglicher Extremität. Innerhalb des bei terrestrischer Lebensweise verharrenden Hauptstammes aber mußte, um der Vorderextremität Aktionsmöglichkeit zu verschaffen, die starre Verbindung der als Schultergürtel funktionierenden Thoraxplatten mit dem Kopfskelett gelöst werden: diesen Vorgang lassen die Embolomeren noch klar erkennen. Bei *Eogyrinus* schließen an die Tabularia des Hinterhauptes die Posttemporalia, an diese die Supracleithra, die Cleithra und schließlich die Claviculae an. Während bei höher differenzierten Embolomeren die Posttemporalia rasch verschwinden und schließlich auch die Supracleithra, zeigen die Tabularia noch relativ lange einen nach hinten sich erstreckenden Fortsatz. Der Schultergürtel zeigt so die Beziehungen ganz besonders augenfällig.

Embolomeren, Crossopterygier und Dipnoer sind somit unter sich eng verwandt. Die Linie der Entwicklung ging aber zweifellos nicht von den wasserlebenden Crossopterygiern zu den amphibischen Embolomeren. Denn die Crossopterygier besitzen grundsätzliche Organisationsmerkmale, die nur bei terrestrischer Lebensweise erworben werden konnten (Lungenatmung — „Schwimmbase“ — und paarige Extremitäten); außerdem liegt die Entwicklung der Kiemen nicht in der Weiterbildung der Cyclostomen- oder Selachierkiemen, sondern stellt eine sekundäre Neubildung vom Ektoderm aus dar. Während die Dipnoer dieses primäre amphibisch-terrestrische Stadium eigenartig starr erhalten haben, ermöglicht die noch geringe Anpassung an terrestrische Verhältnisse den Crossopterygiern den Übergang zu aquatischer Lebensweise. Und von hier strahlen denn auch die gesamten höheren Fische, „Actinopterygier“, aus. Die axial gebauten Extremitäten machen eine rasche Rückbildung durch zu strahlig gebauten Flossen — ähnlich wie schon bei den Selachiern. Die auf die Crossopterygier folgende Entwicklungsstufe der „Ganoiden“, bei denen die Flossen schon typisch aktinopteryg gebaut sind, bei denen die Schwanzflosse im Gegensatz zu der vielfach noch diphyckerken Schwanzflosse der Crossopterygier stets heterocerk ist und die Schwimm-

blase schon beginnende Reduktion erkennen läßt — wenigstens ist ein knöchernes Netzgerüst derselben, wie es die Dipnoer besitzen und die fossilen Crossopterygier vielfach zeigen, nie mehr nachweisbar —; wie Untersuchungen an *Lepidosteus* gezeigt haben, kann allerdings der Schwimmblase noch eine gewisse Atemfunktion zukommen. Zeitlich schließt die Entwicklungsstufe der Ganoiden mit ihrer Hauptentfaltung vom Karbon bis zur Trias unmittelbar an die Crossopterygier an. Die nächste und letzte Entwicklungsstufe der Teleostier schließt wiederum zeitlich — Hauptentfaltung vom Oberjura an — recht gut an. Die Schwanzflosse wird äußerlich wieder symmetrisch (homocerk); die Ganoidschuppen verschwinden, dafür kommt dem Innenskelett, das stets verknöchert, eine größere Bedeutung zu; die Schwimmblase wird rudimentär, vielfach überhaupt nicht mehr paarig entwickelt (Physostomen-Physoclisten). Im Jura zeigen eine ganze Reihe von Ganoiden Annäherung an den Teleostiertyp (Pycnodonten, Lepidostei). — Die Beziehungen innerhalb dieser drei Entwicklungsstufen der Fische sind noch sehr wenig geklärt. Untersuchungen von STENSJÖ machen es wahrscheinlich, daß das knöcherne Innenskelett der Teleostier nicht eine an das Knorpelskelett der Ganoiden anschließende höhere Entwicklungsstufe darstellt, sondern daß hierin ein ursprüngliches Merkmal zu sehen ist. Primitive Crossopterygier mit noch knöchernem Innenskelett leiteten unmittelbar zu primitiven Palaeoniscoiden mit ebenfalls noch knöchernem Endokranium über und von hier dürften, vielleicht über die Lepidostei, die ja ebenfalls ein weitgehend verknöchertes Innenskelett hatten, die Knochenfische unter Erhaltung dieses Merkmals unmittelbar ausgegangen sein. Die große Masse der Ganoiden und auch Crossopterygier, bei denen das Innenskelett nur noch knorpelig war, stehen somit nicht in der eigentlichen Vorfahrenreihe, sondern verhalten sich hinsichtlich des Skeletts — wie die Selachier und Cyclostomen auf noch früheren Stadien — degenerativ. Die starke Rückbildung des Innenskeletts bei diesen Formen dürfte in unmittelbarer Korrelation mit dem relativ kräftigen Hautskelett stehen (Ganoid- bzw. Cosminschuppen), während bei der aufsteigenden, zu den Teleostei führenden Linie das Hautskelett (Schuppenkleid) allmählich rückgebildet wurde, dafür aber das Innenskelett kräftiger sich entwickelte.

Wenn die Gesamtheit der Fische in der Stufenfolge Crossopterygia—Ganoidea—Teleostei eine fortschreitende Anpassung an

nektonische Lebensweise zeigt und damit in sich eine aufsteigende Entwicklung, so ist diese im Vergleich zu dem tetrapoden Grundtyp der höheren Wirbeltiere durchaus eine absteigende (Rückbildung der Extremitäten, der Lunge zur Schwimmblase, primitiver Zustand im Schultergürtel, Erhaltenbleiben der Schädeldachknochen als echte Hautknochen usf.). Das prägt sich deutlich auch in der Wirbelsäule aus. Zwar werden die Wirbel, wie bei den Tetrapoden, als Bogenwirbel gebildet; aber da der Wirbelsäule keine Stützfunktion für den Körper und die Extremitätengürtel zukommt, besteht auch keine Notwendigkeit, das Achsenskelett grundsätzlich um- und weiterzubilden. Die ursprüngliche Körpersegmentierung bleibt weitgehend erhalten. Die Wirbel selbst zeigen keine nennenswerten Differenzierungen usf. In scharfem Gegensatz dazu stehen die Tetrapoden: mit der Entwicklung der Extremitäten wird die Wirbelsäule schließlich zum Träger des gesamten Körpers. Die erste und grundsätzlichste Differenzierung, die den jungen Tetrapodenstamm betrifft, erstreckt sich daher zunächst auf die Wirbelsäule.

Der primitivste Typus der Wirbelsäule ist der embolomere, schon in seiner vollkommenen Beschränkung auf Karbon und unteres Perm. Je zwei Halbwirbel entsprechen einem Körpersegment. Auf die Ähnlichkeit dieses Wirbeltyps mit den embolomeren Wirbeln bei manchen Ganoiden, z. B. *Amia*, ist ja schon verschiedentlich hingewiesen worden und es besteht kein Grund zu der Annahme, daß der embolomere Wirbel der Embolomeren nicht unmittelbar gleichwertig dem der Ganoiden sei. Die noch geringe Entwicklung der Extremitäten gestattet noch kein Laufen vermittels derselben; vielmehr muß schlängelnde Bewegung des Körpers die Fortbewegung in der Hauptsache besorgen; den Extremitäten kommt lediglich die Aufgabe zu, auf dem Land durch Schieben die Vorwärtsbewegung zu unterstützen und im Wasser den Körper vom Boden abzuheben. Diese Bewegungsweise setzt weitgehende Beweglichkeit des Körpers in sich voraus, und damit auch des Achsenskeletts. Die Anordnung der Längsmuskulatur an den Myosepten verlangt dazu, daß innerhalb des Segments Bewegungsmöglichkeit besteht: die Teilung des segmentalen Achsenskelettanteils in zwei Halbwirbelscheiben entspricht dem in jeder Hinsicht. Da die Fortbewegung durch Schlängeln auch bei Crossopterygiern und primitiveren Ganoiden noch statthat, bleibt der embolomere Wirbeltyp auch dort erhalten; erst innerhalb der Ganoiden wird



der Schwanz zum Hauptfortbewegungsorgan, und damit verschwindet der embolomere Wirbel auch bei den Fischen.

Innerhalb der Tetrapoden macht dieser embolomere Wirbel zwei grundsätzlich verschiedene Arten der Umbildung durch: entweder verschmilzt je der kaudale und der kraniale Halbwirbel zweier aufeinander folgender Körpersegmente zu einem neuen, also die Segmentgrenze durchbrechenden Wirbel; die Wirbelgrenze wird dann intrasegmental; oder aber aus dem intrasegmentalen Zwischenwirbelknorpel bildet sich der eigentliche Wirbelkörper, der den durch Verschmelzung zweier Halbwirbel entstehenden intersegmentalen Wirbelkörper zu einem Zwischenwirbel zurückdrängt. Dabei können im einzelnen Ossifikationshemmungen oder Ossifikationsverzögerungen auftreten, so daß nicht mehr der Wirbelkörper selber, sondern nur noch bestimmte Ossifikationszentren verknöchern, wodurch dann der Wirbel — da er ja als Bogenwirbel entstanden ist — in die verschiedenen Bogenelemente zerfallen kann. Schließlich kann jeweils der Schwerpunkt der Verknöcherung mehr in die dorsale oder mehr in die ventrale Hälfte des Wirbelkörpers gelegt werden (rhachitom-stereospondyl bzw. pseudozentral im ersten Fall der Wirbelbildung, gastrozentral bzw. notozentral im zweiten Fall).

Der erste Fall der Wirbelumbildung — Verschmelzung einer kaudalen mit der nächst folgenden kranialen Wirbelhälfte — ist bedingt durch das Erhaltenbleiben der intrasegmentalen Beweglichkeit; denn die Grenze zwischen den neuen Wirbelmetameren fällt ja intrasegmental, von der ursprünglichen Segmentierung des Körpers aus gesehen. Diese Art der Wirbelumbildung ist somit letzten Endes nur eine orthogenetische Weiterbildung des embolomeren Wirbels; Funktion und Aufgabe bleiben die gleichen, sie entsprechen der Tatsache, daß die Extremitäten noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehen. So ist es aber auch nur notwendige Folge, daß von dem primitiven Entwicklungsstadium der Embolomeren aus eine rasche und mannigfaltige Differenzierung in dieser Richtung erfolgt: formenreiche Entfaltung der rhachitom-stereospondylen Gruppe im Perm und der Trias und der phyllospondyl-pseudozentralen Gruppe schon vom Oberkarbon ab — letzte Ausläufer der letzteren Gruppe sind die Urodelen. Wenn durch diese Zusammenfassung je zweier Halbwirbel zum Wirbelkörper der embolomere Anpassungstyp der Wirbelsäule gewissermaßen stabilisiert wird, so ist für all diese Formen auf der anderen Seite

die Umbildungsfähigkeit wesentlich eingeschränkt, da die Wirbelsäule ja eine Trag- und Stützfunktion nicht ausüben kann, eine stärkere Entwicklung der Extremitäten, so daß der Körper vom Boden weggehoben wird, folglich nicht möglich ist; damit bleibt auch die Herausbildung rascherer Formen ausgeschlossen, bleiben diese ganzen Gruppen an amphibische Lebensweise gebunden. Diese Einschränkung bedingt korrelativ ein Primitivbleiben der Extremitäten, ein Erhaltenbleiben des Cephalothorax in Form von

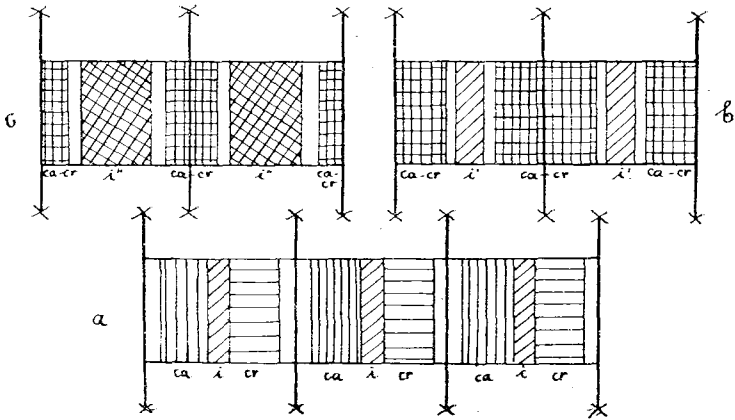


Fig. 73. Schematische Darstellung der verschiedenen Wirbeltypen und ihrer Beziehungen zueinander. X-----X ursprüngliche Segmentgrenze. a Bauplan des embolomeren Wirbels; ca kaudaler, cr kranialer Halbwirbel, i Knorpelscheibe zwischen den beiden Halbwirbeln. — b Bauplan des rhachitom-stereospondylen und pseudozentralen Wirbels; ca—cr über die Segmentgrenze weg verschmolzener kaudaler und kranialer Halbwirbel (Basidorsale und Basiventrals), Grundlage des Wirbelzentrums, i' Knorpelscheibe zwischen den Halbwirbeln, als Interdorsale und Interventrals = Zwischenwirbelknorpel funktionierend. — c Bauplan des gastrozentralen und notozentralen Wirbels; ca—cr wie bei b, aber hier nur als Zwischenwirbelknorpel funktionierend, i'' (i bei a und i' bei b entsprechend) als Interdorsale bzw. Interventrals die Grundlage des Wirbelzentrums bildend.

schützenden Panzerknochenplatten auf dem Kopf und an der Brust; da außerdem eine Verfolgung von Beutetieren ausgeschlossen bleibt, wird die Mundöffnung enorm vorgrößert und verbreitert, zu einer „Fallgrube“; das bedingt die Verflachung und Verbreiterung des Schädels — das Neuralkranium bleibt im Gegensatz zum Visceralskelett sehr klein — und die Lösung der ursprünglichen Stapes-Quadratum-Artikulation. Letzte Konsequenz dieser Entwicklung schließlich ist es, wenn bei diesen Formen mit ihrem kräftigen Panzer — analog wie bei Crossopterygiern und Ganoiden — das

Neuralkranium nicht mehr verknöchert. In die gleiche Linie gehört es, daß die obertriassischen Stegocephalen viel einseitiger aquatisch angepaßt sind als die unterpermischen. Die orthogenetische Weiterbildung der embolomeren Wirbelsäule führt sonach naturgemäß zu einer frühzeitigen reichen Aufspaltung und Entfaltung, aber sie muß zwangsläufig zu absteigend degenerativer Entwicklung führen, da eine Entfaltung der Extremitäten und damit eine lebhaftere Lebensweise auf dieser Basis nicht möglich ist. Stegocephalen und Amphibien sind eine aberrierende Weiterbildung des primitiv embolomeren Tetrapodentyps.

Der zweite Weg der Wirbelumbildung verzichtet von vornherein auf starke intrasegmentale Beweglichkeit. Der intrasegmentale Knorpel, der als elastisches Zwischenlager zwischen den beiden Halbwirbeln, bzw. den durch Verschmelzung entstandenen rhachitom-stereospondylen und pseudozentralen Wirbelkörpern diente und eine weitere Artikulation der Wirbelkörper selbst überflüssig machte, zeigt schon bei den Rachitomen mitunter schwache Ossifikationszentren. Seine Funktion als Gelenkknorpel führt nun unter extremer einseitiger Weiterbildung zur Entwicklung von Artikulationsfortsätzen und -gruben bei gleichzeitiger Verknöcherung. Parallel der starken Entwicklung und Verknöcherung dieses „Zwischenwirbelknorpels“ geht die Unterdrückung der Verknöcherung im primären Wirbelkörper, der vollkommen überwuchert wird. So entsteht der neue, intersegmentale Wirbelkörper, der zwar durch seine andersartige Stellung zu der segmentalen Längsmuskulatur die schlängelnde Bewegungsmöglichkeit stark einengt, dafür aber durch die Bildung von Gelenkfortsätzen eine zwar bewegliche, aber doch stabile Verfestigung der Wirbelsäule bedingt. Die intervertebrale Gelenkung der Rippen bei primitiven Reptilien und die Ontogenie der Wirbelsäule von *Sphenodon* illustrieren diese Beziehungen sehr schön.

Diese Umgestaltung der Wirbelsäule ermöglicht die Übernahme der Funktion als Stütz- und Trageorgane für Extremitäten und für den Rumpf. Der Körper kann vom Boden weg gehoben werden; die Extremitäten können sich entfalten. Und so zeigt sowohl der notozentrale Wirbeltypus (Anuren), wie auch der gastrozentrale (Reptilien, Vögel, Säugetiere), daß die Extremitäten kräftig entwickelt sind. Einen eigenartigen Zwischentypus stellen die notozentralen Anuren dar: denn neben

der reptilhaft kräftigen Entwicklung der Extremitäten und infolge davon der lebhafteren Lebensweise steht ein typisch stegocephalamphiboider Schädel mit kleinem sehr flachem und breitem Neurokranium und breiter Mundöffnung, mit gelöster *Stapes-Quadratum*-Artikulation usf., wie ja auch das Fehlen des Amnion, die Ausbildung des Herzens usf. die Anuren als typische Amphibien erkennen läßt. Die Stellung der Anuren ist sehr wenig geklärt; vermutlich stellen sie einen selbständigen, alten, auf amphibischer Organisationsstufe stehen gebliebenen Stamm dar, der hinsichtlich der Wirbelsäule und der Extremitäten prinzipiell über die embolomere Stufe hinausgeschritten ist.

Der eigentlich fortschrittliche Tetrapodenstamm ist aber ein dritter von den Embolomeren ausgehender Anpassungstyp, die Reptilien. Wie unter den terrestrischen Abkömmlingen der silurischen Cyclostomen die Antiarchen und Arthrodiren nur eine primitiv bleibende orthogenetische Weiterbildung sind, so hier unter den Abkömmlingen der Embolomeren die Stegocephalen-Amphibien; wie dort neben den rasch und aberrant sich differenzierenden Selachiern die Crossopterygier stehen, die mit Ausnahme der Weiterbildung der Atmungsorgane primitiv bleiben, so stehen hier neben den rasch aberrant sich differenzierenden Anuren die Reptilien, die mit der Neudifferenzierung der Wirbelsäule durchaus primitive Eigenschaften verbinden: der Gaumen der primitiven Reptilien schließt unmittelbar an den der Embolomeren an, während der der Stegocephalen durchgreifende Unterschiede zeigt; die schmalere und höher gewölbte Schädelform der Embolomeren bleibt, im Gegensatz zu den Stegocephalen gewahrt; die bei den Stegocephalen verloren gegangene primäre *Stapes-Quadratum*-Artikulation — bei den Embolomeren ist die Lösung dieser Artikulation erst in den Anfangsstadien — bleibt ebenfalls vorhanden. Die Primitivität des Gesamtorganismus gestattet sonach noch die verschiedenartigste Spezialisierung und die Wirbelsäule eine Entwicklung der Extremitäten und damit zu lebhafterer Lebensweise.

Die verschiedenen Anpassungsreihen der Amphibien-Stegocephalen treten gleichzeitig mit den Reptilien im oberen Karbon, häufiger und typisch erst im unteren Perm auf. Ancestral beiden gegenüber — als dritte Gruppe kommen dazu vermutlich die Anuren — stehen die karbonischen Embolomeren. Amphibien-Stegocephalen, Anuren und Reptilien sind sonach — das zeitliche Auftreten bestätigt das aus dem Vergleich der Organisation gewonnene — verschiedenartige Anpassungsformen

von einem und demselben Grundtypus aus. Keine der drei Gruppen verhält sich ancestral zu den beiden andern oder einer derselben. Das Grundlegende der verschiedenartigen Differenzierung, das alles übrige letzten Endes bedingt, ist die Art, wie sich die Wirbelsäule auf die Bedingungen der Tetrapodie einstellt.

Es kann sich hier nicht darum handeln, Entfaltung und Entwicklung der Reptilien im einzelnen zu verfolgen. Einige grundsätzliche Bemerkungen sind notwendig, da der Reptilstamm als der fortschrittliche innerhalb der primitiveren Tetrapoden zu Vögeln und Säugetieren weiterführt. Indem der Kieferstiel erhalten bleibt, verharrt der Reptilschädel auf gleicher Organisationsstufe wie bei den Stegocephalen. Auf der anderen Seite bedingt die lebhaftere Lebensweise ein mehr aktives Verhalten bei der Nahrungssuche, gegenüber dem passiven der Stegocephalen-Amphibien, und dies führt zu einer reicheren Entwicklung der Sinnesorgane, d. h. zu einer stärkeren Entfaltung des Gehirns. Der Schädel bleibt durchweg mehr hochgewölbt. Die Emporhebung über den Boden macht den Kopfschutz durch die schweren Panzerknochen sowohl überflüssig, wie auch unzweckmäßig. Diese rücken daher teilweise in die Tiefe — um sich mit dem Endokranium zu einem festen Gehirnschädel zu vereinigen —, teilweise gehen sie ganz verloren. Eine Verschiebung der Insertionsstellen für die Kaumusculatur ist die Folge: konnten die Kaumuskeln bei Stegocephalen an der Innenseite des geschlossenen Kopfdaches ansetzen, so ist jetzt, wo eine feste Verschmelzung mit dem Neuralkranium erfolgt, nur noch eine Insertion auf der Außenseite möglich. Ein Verlauf derselben vollkommen außen am Knochenschädel würde sie aber sehr gefährden; es bilden sich daher die für den Reptilschädel so sehr charakteristischen Schläfenspannen. Schließlich hat der Verlust des Schädelpanzers im Gegensatz zu den Stegocephalen zur Folge, daß das Neurokranium knöchern bleibt. Die Schädelumbildung der Reptilien erfolgt sonach in durchaus aufsteigender Umbildung. — Ähnliches, wie für das Schädeldach, gilt für die Schultergürtel: auch der Brustpanzer wird funktionslos mit der fortschreitenden Entwicklung der Extremitäten; dafür brauchen die Vorderextremitäten eine kräftige, bewegliche Stütze am Achsenskelett: dementsprechend entwickeln sich die primären Knochen des Schultergürtels kräftig (Coracoid und Scapula) und die Hautknochen rücken in die Tiefe oder werden reduziert.

Wenn auf der ersten Stufe der Tetrapodenentwicklung die Differenzierung in erster Linie die Wirbelsäule betraf, so sind es jetzt, nachdem die Wirbelsäule einen funktionsfähigen Bauplan besitzt, der Schädel und die Extremitäten, die eine grundsätzliche Umbildung durchmachen. Die den stegalen Schädel in konservativer Weise noch besitzenden *Cotylosaurier* müssen daher rasch erlöschen (mit Ende des Perm); nur der Stamm der *Diadectosauria* scheint sich in den aberrant stabilen *Testudinaten* fortzusetzen. Um so reicher entfalten sich dagegen die — gleichzeitig mit den *Cotylosauriern* — erscheinenden Reptilgruppen, deren Schädel den primitiv stegalen Bauplan aufgegeben hat; das sind die *Parapsiden*, die in *Lacertiliern* und *Ophidiern* kulminieren, bei denen der Bauplan des Schädels nach einer möglichst gesteigerten Beweglichkeit der Schädelknochen tendiert, sind ferner die *Pelycosauria* mit relativ primitiven Extremitäten, einem schlanken und langgestreckten Schädel, wenigstens bei primitiven Vertretern, und einer „mittleren“ Schläfenöffnung, sind schließlich die *Theromorpha* mit ebenfalls primitiven Extremitäten, einem sehr kurzen Schädel und oberer Schläfenöffnung, sowie starker Tendenz zur Gebißdifferenzierung und Reduktion des Kieferstiels. Eine vierte, wohl ebenfalls selbständige Gruppe sind die *Ichthyosauria* mit starker Rostralentwicklung des Schnauzenteils und Tendenz einer Verkürzung des hinteren Schädelabschnitts, mit durchgreifenden Anpassungen an aquatische Lebensweise. Daß diese vier Gruppen, mit jeweils grundsätzlich verschiedenem Schädelbauplan selbständig nebeneinander stehen und nicht aufeinander zurückzuführen sind, daß auch die *Cotylosauria* als fünfte ebenfalls selbständige Gruppe daneben stehen und sich nicht ancestral zu den vier anderen verhalten, sondern nur eben hinsichtlich des Schädeldachs konservativ sind, ergibt sich nicht allein aus dem gleichzeitigen Auftreten, sondern auch daraus, daß im Schädel der *Cotylosauria* Differenzierungen nachweisbar sind, die eine Ableitung der übrigen Reptilien von ihnen unmöglich machen. Ebensowenig, wie die *Crossopterygier* im Devon, die *Embolomeren* im Karbon, die *Rhachitomen* im Perm erscheinen die Reptilien mit einer generalisierten Stammform, sondern wo der Typus auftritt, tritt er sofort mit verschiedenen Anpassungsmöglichkeiten und dementsprechend Bauplänen auf, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß sie nicht alle gleich umbildungsfähig für die Zukunft sind.

Innerhalb der fünf Reptilgruppen sind es die Pelycosaurier und die Theromorphen, die für die Zukunft wichtig werden.

Die Pelycosauria führen auf Grund des typisch reptiloiden Schädelbaus — langgestreckte Kiefer mit normaler Kieferstiel-artikulation und geringe Gebißdifferenzierung — zu den Reptilien i. e. S., den Diapsiden, bei denen die Bildung von Schläfen-spangen durch Entwicklung zweier getrennter Schläfengruben ganz besonders betont wird. Abgesehen von der aquatisch werdenden, vermutlich hier anzuschließenden Gruppe der Plesiosaurier sind es vor allem die Thecodontier, die mit ungeheurer Plastizität und Formenfülle hier ihren Ausgang nehmen (Eosuchia, Pelycosimia, Parasuchia, Pseudosuchia und Sphenosuchia). Ein stark durchbrochener Schädel und reiche Differenzierung in den Extremitäten ist bezeichnend. Neben quadrupeden Formen bilden sich bipede Gruppen (Pseudosuchia, und Sphenosuchia), Gruppen mit amphibischer Lebensweise (Parasuchia und Pelycosimia); bipede Formen gehen sekundär zur Quadrupedie über (Chirotherien) andere werden arboricol (Scleromochliden). Starke Differenzierungen des Schulter- und Beckengürtels sind die Folge; so wird bei bipeden Formen der Schultergürtel durch Reduktionen auf Coracoid und Scapula beschränkt (ein Teil der Pseudosuchier und die nahe verwandten Dinosauria). Im Becken kann das Pubis Verschiebungen erleiden, sekundär bildet sich ein Präpubis (Ornithischia); ja schließlich kann bei sekundärer Rückkehr zur Quadrupedie das verlagerte Pubis nahezu (einige Ornithischia und Krokodilia) verschwinden, seine Funktion wird vom Präpubis übernommen. Hier auch nehmen — über ein arboricoles Zwischenstadium — die Flugsaurier ihren Ausgang. Und all diese verschiedenen Gruppen, Thecodontia, Saurischia und Ornithischia, Krokodilia und Pterosauria, nehmen ihren Ausgang in der unteren Trias; sie erscheinen nebeneinander in verwirrender Formenfülle; was gemeinsam ist, ist einzig der Grundplan, auf den sie alle zurückführbar sind, eben die Organisationsstufe der Pelycosauria oder der primitiven Eosuchier. Mit Ausgang des Mesozoikum erlöscht diese reiche Entfaltung, mit Ausnahme zweier Gruppen, die bis zur Gegenwart persistierten, das sind die Krokodilier und die — Vögel.

Die Krokodile, die auf der diapsiden Reptilorganisationsstufe stehen bleiben, zeigen postmesozoisch keine reichere Entfaltung mehr, es sind gewissermaßen Relikte, die heute noch leben. Nebenbei

nur sei bemerkt, daß mit der amphibischen Lebensweise bei den Krokodilen — und ebenso bei den Parasuchiern — wieder die Tendenz zur Bildung eines Schädeldachpanzers durchschlägt; wie bei den amphibischen Stegocephalen, nur eben auf der Basis des diapsiden Schädelbaus.

In scharfem Gegensatz dazu stehen die Vögel. Ausgehend zweifellos von einer ähnlichen Anpassungsrichtung wie Scleromochliden und Pterosauria erwerben sie, wie die letzteren, das Flugvermögen. Während diese Erwerbung bei den Pterosauria aber auf einem Weg gewonnen wurde, der allzu starr keine weitere Umbildungsfähigkeit mehr besaß — extreme Verlängerung eines Fingerstrahls, an dem die Flughaut befestigt war — und der daher auch keine Entwicklung über die Reptilien hinaus zuließ, erscheinen bei den Vögeln plötzlich Merkmale, die eine einfachere und daher auch zweckmäßigere Flügelgestaltung ermöglichten, bei der das Skelett viel weniger umgestaltet werden mußte, durch die auch — im Gegensatz zu den Pterosauriern — die Möglichkeit bestand, neben der Flugfähigkeit die Fähigkeit zu normalem bipedem Gang zu behalten, das sind vor allem die Federn. Die Pterosauria sind — von den Vögeln aus betrachtet — eine fehlgeschlagene Anpassung; ein mißglückter Versuch gewissermaßen die Luft zu erobern, wie im Devon die Antiarthen im Gegensatz zu den Tetrapoden ein mißglückter Versuch waren, auf das feste Land überzugehen. Die Entfaltung der Vögel ist noch wenig geklärt; sicher ist, daß dieser neu erscheinende Typus eine sehr reiche und rasche Entfaltung durchmachte.

Im Gegensatz zu den Pelycosauriern zeigen die Theromorphen schon in ihren ältesten und primitivsten Vertretern Organisationsgrundzüge, die vom Reptiltypus wegführen: so vor allem die Tendenz zur Reduktion des Kieferstiels, die starke Gebißdifferenzierung, die Tendenz zur Bildung eines sekundären Gaumens; das sind alles Merkmale, die an die Säugetiere erinnern, insbesondere wenn wir die Art der Gebißdifferenzierung betrachten. Wie die Pelycosauria, so machen auch die Theromorpha im Perm eine ungemein mannigfaltige und verschiedenartige Differenzierung durch. In einzelnen Gruppen bildet sich eine ganz auffällige Säugetierähnlichkeit heraus. Man hat jedoch festgestellt, daß von den verschiedenen Theromorphengruppen keine als unmittelbare Stammgruppe für die Säugetiere angesprochen werden kann, da



überall Spezialisierungen auftreten, die dem entgegenstehen. Aber wie die Vögel nicht von Ornithischiern, noch von Pterosauriern, noch Pseudosuchiern als solchen abgeleitet werden können und doch kein Zweifel besteht, daß der Vogeltypus nur von hier ausgegangen sein kann, so ist es auch zweifelsfrei, daß nur in dieser, so eindeutig auf Säugetiere hintendierenden Gruppe der Säuger-typus entstanden sein kann.

Die Frage der Entstehung der Säuger aus Reptilien ist schon viel diskutiert worden, ganz neuerdings wieder ausführlich von SIMPSON auf Grund einer Revision des gesamten mesozoischen Säugermaterials.

Grundsätzlich für die Differenzierung der Säuger und innerhalb der Säuger ist die Ausbildung des Gebisses. Die schon bei den Theromorphen einsetzende Gebißdifferenzierung ist es, die korrelativ zur Rückbildung des Kieferstiels, zur Bildung einer neuen, stabileren Gelenkung des Unterkiefers vom Dentale aus führt; dadurch werden die Knochen des Kieferstiels funktionslos, bzw. für eine neue Funktion — im Dienste des Gehörorgans frei. Die verschiedenartige Gebißdifferenzierung ist es, die Art der Nahrung, damit die Lebensweise, den Lebensraum, damit die Ausbildung des Schädels, der Extremitäten grundsätzlich beeinflusst. Vom Gebiß — in seiner typischen Beschränkung auf zwei Zahn-generationen und in seiner Einteilung in Zahngruppen mit verschiedener Funktion usw. — aus ist daher auch die Frage der Entfaltung des Säugerstammes weitgehend zu beurteilen.

Mit dem Erlöschen der Theromorphen — an der Wende von Trias zu Jura — setzt der Typus der Säuger unvermittelt ein, wiederum nicht mit einer allgemeinen Stammform, sondern mit ganz verschiedenartigen nebeneinander stehenden Gruppen. SIMPSON unterscheidet *Multituberculata*, *Triconodonta*, *Symmetrodonta* und *Pantotheria*. Wenn diese Einteilung vielleicht auch zu weit geht, so sind es doch unzweifelhaft zwei Haupttypen, die unvermittelt und plötzlich nebeneinander auftreten: der multituberculäre und der trituberculäre (-trikonodonte) Zahntypus. Der multituberculäre Zahntypus bleibt relativ starr und wenig umbildungsfähig; die Multituberculaten erlöschen im Alttertiär als das, als was sie erschienen sind. Demgegenüber stellt der trituberculäre Zahntypus der *Pantotheria* einen umbildungsfähigen Typus dar: *Marsupialia* und *Placentalia* nehmen hier ihren Ausgang. Wenn neben diesen beiden Gruppen möglicherweise noch selbständig die *Triconodonta*

und die *Symmetrodon* stehen, so ist eine weitere, vollkommen isolierte und selbständige Gruppe der eigenartige Stamm der Monotremen, der kaum unmittelbare Beziehungen zu den Multituberculaten besitzen dürfte. Leider fehlen hier fossile Dokumente ganz.

Zwischen den jurassischen Säugern und der reichen tertiären Säugerfauna klafft in der Kreide eine Lücke: außer wenigen Insectivoren und Marsupialierresten ist nichts aus der Kreide bekannt. Die Frage nach der Entfaltung der höheren Säuger im einzelnen

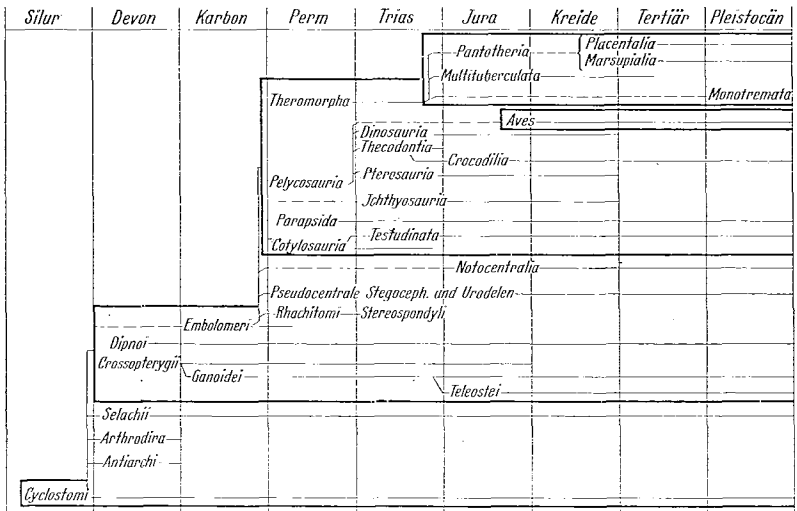


Fig. 74. Entwicklungsschema der Vertebrata

ist daher nicht zu beantworten. Zu Beginn des Tertiärs treten uns die großen Hauptgruppen der Placentalier, Insectivoren, Primaten, Carnivoren, Cetaceen, die verschiedenen Ungulaten Gruppen, wenn auch auf primitiver Organisationsstufe und daher einander schwach genähert, so doch in ihren jeweiligen Anpassungstypen deutlich festgelegt und getrennt gegenüber. Konvergieren sie in der Kreide allmählich nach den *Pantotheria* hin oder müssen wir auch hier, wie bei dem ersten Auftreten der Reptilien, bei der Entfaltung der Diapsiden in der Untertrias usw., ein sprunghaft explosives Nebeneinandererscheinen der verschiedenen Hauptgruppen annehmen? Die Tatsache, daß die cretacischen Insectivoren typische Insectivoren sind, allenfalls Beziehungen zu den Creodontiern erkennen lassen, daß die *Carnivora fissipedii* mit gewaltiger Plastizität fast plötzlich aus der kleinen Gruppe der

*Eucreodi* hervorbrechen, während die übrigen Creodontier ohne Nachkommen erlöschen, daß die Artiodactylen im Oligocän eine plötzliche, fast unübersehbare Aufspaltung erleben usf. — eine Vermehrung entsprechender Tatsachen ließe sich noch beliebig anführen — macht auch hier die zweite Möglichkeit einer explosiven Aufspaltung wahrscheinlicher, ganz abgesehen davon, daß andernfalls die Placentaler grundsätzlich andere Verhältnisse zeigten, als das sonst überall festzustellen ist.

### Anmerkungen

<sup>1)</sup> Außer den im Literaturverzeichnis zum ersten Teil genannten Arbeiten wären zu diesem Abschnitt in erster Linie noch folgende zu nennen, wobei ausdrücklich bemerkt sei, daß auch hier wieder eine bewußte Beschränkung auf wichtigere Arbeiten erfolgt ist.

1. ANDRÉE, K., Zur Kenntnis der Crustaceen-Gattung *Arthropleura* JORDAN, und deren systematische Stellung. Palaeontogr., Bd. 57, Stuttgart 1910.
2. — Weiteres über das karbonische Arthrostrakengeus *Arthropleura* JORDAN. Ibidem, Bd. 60, 1913.
3. CALMANN, W. T., On *Arthropleura Moyseyi* n. sp. from the coal-measures of Derbyshire. Geolog. Magaz., London 1914.
4. GEMMELLARO, G. G., I Crostacei dei calcari con Fusulina. Mem. Soc. Ital. scienc. ser. 3, Vol. 8, 1890.
5. GERSTÄCKER, A., Isopoda und Amphipoda in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 2. Abt., Leipzig, 1901.
6. GLAESSNER, M., Zur Frage der ältesten fossilen Krabben. Centralbl. f. Min. usf. Abt., B., 1928.
7. KIRKBY, J. W., On some Permian fossils from Durham. Quarterly journ. geol. soc. London, Vol. 13, London, 1857.
8. POMPECKJ, J. F., *Crustacea*, Paläontologie. Handwörterbuch der Naturwissensch. Bd. 2, 1912.
9. — *Gigantostraca* und *Scorpionida*. Paläontolog. Zeitschr., Bd. 5, Berlin, 1923.
10. RICHTER, RUD., Vom Bau und Leben der Trilobiten. I. Das Schwimmen, Senckenbergiana, Bd. 1, 1919.
11. — Vom Bau und Leben der Trilobiten. II. Der Aufenthalt auf dem Boden. Der Schutz, die Ernährung. Ibidem, Bd. 2, 1920.
12. — Vom Bau und Leben der Trilobiten, III/IV. Beziehungen zwischen Glatze und Magen. Die Versteifungen der Schale und daraus hervorgehende Konvergenzen. Palaeontol. Hungarica, Vol. I, Budapest, 1923.
13. — Vom Bau und Leben der Trilobiten, V.
14. — Vom Bau und Leben der Trilobiten, VI, Palaeozoologische Bemerkungen zu STORCHS „Phyllopoden-Fanggerät“ bei den Trilobiten. Zoolog. Anzeiger, Bd. 65, Leipzig, 1926.
15. STEINMANN, G., *Bostrichopus* und die Scutigeriden. Paläontolog. Zeitschr. Bd. 11, Berlin, 1929.

16. STRAELEN, V. VAN, Sur un Amphipode des terrains pétrolières de Pechelbroun (Alsace). Acad. royale d. Belg. Bull. de la classe d. Sciences, 1924.
17. — Contribution à l'étude des Isopodes méso- et éozoïques. Acad. royale d. Belg. Classe d. sciences, Mémoires, Coll. in 4<sup>o</sup>, 2. sér. Bd. 9, 1928.
18. TRAUTH, F., Über einige Crustaceenreste aus der alpinmediterranen Trias. Ann. d. k. k. Naturhist. Hofmuseums, Wien, Bd. 32, 1918.
19. ULRICH, E. O., The lower Silurian Ostracoda of Minnesota. The Geology of Minnesota, Vol. III, Palaeontology, Part 2, 1897.
20. VALDIVIA, Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Exped. auf dem Dampfer Valdivia 1898—1899. *Amphipoda*, I. *Hyperüidae* v. A. BEHNING, Bd. 19, 1925. II. *Scinüdae* v. E. WAGLER, Bd. 20, 1926. III. *Gammariden* v. A. SCHELLENBERG, Bd. 23, 1926. *Copepoda*. 1—4, (Gattung *Oithona*, *Copilia*, *Cephalophancs*, *Rhincalanus*), Bd. 23, 1917—1927.
21. WALCOTT, CH. D., Middle cambrian *Branchiopoda Malacostraca, Trilobita* and *Mero-stomata*. Smithson. Miscell. Coll. Vol. 57 (Cambrian Geol. and Paleont., II, 6), Washington, 1912.
22. — Appendages of Trilobites. Smithson. Miscell. Coll. Vol. 67, (Cambrian Geol. and Paleont., IV, 4), Washington, 1918.
23. WOODWARD, H., On some supposed fossil remains of Arachnida (?) and Myriapoda from the english Coal-measures. Geolog. Magaz., London, 1873.
24. — Contributions to our knowledge of the genus *Cyclus*. Ibidem; 1894.
25. ZITTEL, K. A. — BROILI, F., Grundzüge der Palaeontologie, Bd. 1, Wirbellose, 6. Aufl., 1924.

<sup>2)</sup> Da den Chaetopoden die Fähigkeit, geringelte, geißelförmige Segmentanhänge hervorzubringen, tatsächlich zukommt, so die fast antennenähnlichen Cirren der Sylliden, die an jedem Segment auftreten, kann auch von dieser Seite aus keine innere Unwahrscheinlichkeit in dieser Annahme liegen.

<sup>3)</sup> Die Entfaltung der Crustaceen im einzelnen hier zu besprechen, führt zu weit. Auf einige bemerkenswerte Tatsachen sei jedoch hingewiesen: die Tatsache, daß die kambrischen „Phyllopoden“ zum Teil noch keine echten Blattfüße besitzen, sondern noch wohl gegliederte normale Spaltbeine — z. B. *Burgessia* WALCOTT —, bestätigt es, daß der Spaltfußtypus auch innerhalb der Phyllopoden das ursprüngliche ist. Formen mit notostrakem Panzer und gestielten Augen — wie z. B. *Naraoia* WALCOTT — dürften für die Richtigkeit der Annahme sprechen, daß auch die Anostraken mit ihren gestielten Augen ein Karapax-tragendes Stadium durchlaufen haben, vgl. auch *Waptia*, eine Form, die zweifellos zu den „Phyllopoden“ (im weiteren Sinne) zu zählen ist, aber sicher keine Übergangsform zwischen Entomostraken und Malacostraken darstellt, wie WALCOTT annimmt. Die Malacostraken treten ja gleichzeitig auf, und zwar mit typischen Archaostraken (*Hymenocarina*), d. h. mit Formen, deren Karapax nach dem conchostraken Bauplan (zweiklappig) gebaut ist, während der Karapax von *Waptia* notostrak (Bauplan der Apodiden) ist. Der notostrake Cephalothoraxpanzer der höheren Malacostraken ist nun nicht homolog dem notostraken der Apodiden und von *Waptia*, sondern geht auf den zweiklappigen der Archaostraken und *Nebalia* zurück, wie selbst die Dekapoden noch daran erkennen lassen, daß während der Häutung der Karapax in der dorsalen Medianlinie aufgelöst wird, d. h. vorübergehend wieder zweiklappig wird. Außerdem zeigt das eindeutig der auch bei Dekapoden noch vorhandene Schalenschließmuskel der Nebalien, der nur bei einem primär zweiklappigen Karapax verständlich ist.

Besonderes Interesse verdienen die auf das Mittelkambrium beschränkten Marrelliden WALCOTT; in dieser Familie wollte WALCOTT die Übergangsgruppe zwischen Phyllopoden und Trilobiten sehen: die Trilobiten sollten nämlich über die Marrelliden aus Phyllopoden hervorgegangen sein. Das Unwahrscheinliche dieser Annahme, schon aus den oben erläuterten Gesichtspunkten, wird durch Abbildung und Beschreibung von WALCOTT in jeder Hinsicht bestätigt. Wenn der Rumpf von *Marrella*

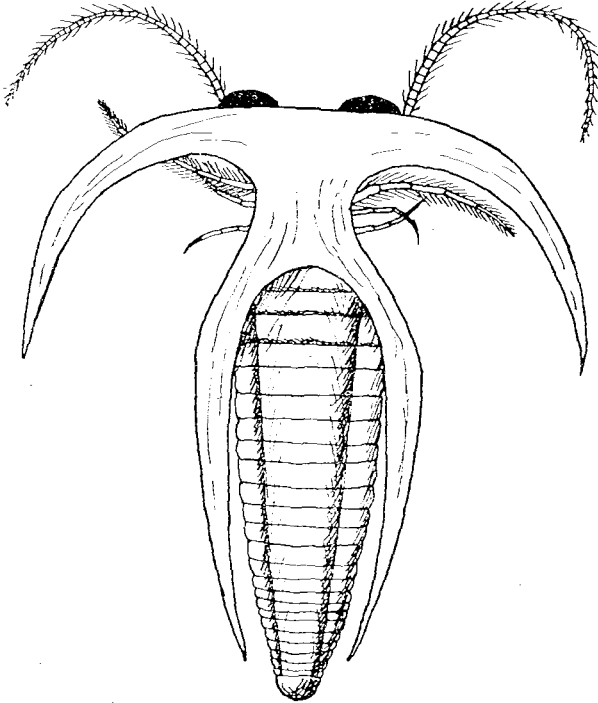


Fig. 75. *Marrella* WALC., Mittelkambrium (nach d. Abbildungen WALCOTTs rekonstruiert).

mit seinen 24 Segmenten vollkommen homonom ist und an jedem Rumpfsegment ein Paar normaler mit Epipoditen versehener Spaltbeine sitzt, so ist das ein wesentlich primitiveres Verhalten als bei den Phyllopoden, die eine Differenzierung in Thorax und Abdomen erkennen lassen — und zwar ausnahmslos auch die kambrischen Formen. — Das letzte extremitätenlose Schwanzsegment — „Abdomen“ WALCOTTs — kann dem nicht widersprechen; es ist dem im allgemeinen extremitätenlosen Telson homolog und hat mit dem Abdomen der Phyllopoden nichts zu tun. Wenn die Homonomie des Rumpfes die Marrelliden sonach stark den Trilobiten nähert, so besteht in der Ausbildung der Mandibel- und der beiden Maxillenpaare, sowie in der Tatsache, daß das Extremitätenpaar des zweiten Kopfsegments schon zu einer Antenne umgebildet ist, eine Spezialisierung, die den Trilobiten noch abgeht, die aber die Phyllopoden schon besitzen. Man könnte aus diesen Verhältnissen höchstens die Annahme ablesen, daß die Marrelliden Abkömmlinge von primitivsten Trilobiten sind, die sich in der Richtung auf Phyllopoden hin entwickeln.

Dem steht jedoch der eigenartige Karapax entgegen, der, relativ kurz, fast sämtliche Thoraxsegmente freiläßt, sich dafür aber in zwei langen Stacheln bis über das Hinterende des Körpers fortsetzt und vorn zwei hornähnliche lange Stacheln — von WALCOTT unter Vorbehalt als Antennulen gedeutet — nach den Seiten entsendet. Der notostrake Karapax der Phyllopoden ist demgegenüber stets als nur einfache Hautduplikatur gebildet. Die Karapaxbildung der Marrelliden steht somit vollkommen isoliert unter sämtlichen Crustaceen. Das läßt sich meines Erachtens nur in der Weise deuten: wie sich von primitivsten, homonom gegliederten, benthonischen Trilobiten-ähnlichen Formen durch Übergang zu pelagischer Lebensweise der Archaeostraken-Typus und der Phyllopoden-Typus gebildet haben, unter Entwicklung eines Karapax und Hand in Hand damit Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen, so stellen die Marrelliden einen weiteren, diesen beiden gleichwertigen Typus dar, der den Übergang ins Pelagial durch Bildung mächtiger Schwebestacheln von dem zu einem kleinen Karapax umgebildeten Kopfschild aus bewerkstelligte; da infolgedessen eine Cephalothoraxbildung fehlt, setzt auch keine Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen ein. Die Marrelliden bleiben in dieser Hinsicht auf dem Trilobitenstadium stehen; sie erlöschen als „fehlgeschlagene Anpassung“ rasch wieder; vgl. das analoge Verhalten der Antiarchen bei den Vertebraten.

Die Marrelliden stellen keine Zwischengruppe dar, sondern sind eine selbständige — als *Marrellomorpha* — den Phyllopoden und Malacostraken gleich zu stellende Gruppe zu betrachten.

Ähnlich verhält es sich auch mit den beiden von WALCOTT aufgestellten und zu den Merostomen gerechneten Unterordnungen der *Aglaspina* und *Limulava*. WALCOTT wollte in diesen — von der Ansicht ausgehend, daß in den kambrischen Faunen vor allem Übergangsformen gefunden werden müßten — die Übergangsformen zwischen den Crustaceen und den Merostomen sehen. Dieser Deutung der Fauna ist schon verschiedentlich widersprochen worden, so VERSLUYS 1923; denn die Merostomen sind ja zweifellos Abkömmlinge von terrestrischen Formen, im Gegensatz zu den Crustaceen (vgl. im folgenden Kapitel). Tatsächlich sind denn auch die *Aglaspina* und die *Limulava* nach allem, was wir von ihnen wissen echte Crustaceen; so fehlt ihnen das für die Merostomen charakteristische Metastoma, dagegen ist ein Epistom vorhanden. Der Kopf besitzt fünf Paar von Extremitätenanhängen, wie ausnahmslos bei sämtlichen Crustaceen und in scharfem Gegensatz zu den Merostomen und den Arachnoideen überhaupt. Von diesen fünf Kopfextremitätenpaaren ist das erste als Antenne, die folgenden sind nicht als Gehbeine, sondern als Kieferbeine ausgebildet. Die 8—11 folgenden Thorakalsegmente besitzen Spaltbeine — besonders deutlich bei den *Aglaspina*, während sie bei den *Limulava* etwas stärker rückgebildet sind. Die Atmungsorgane sind — ebenfalls wie bei den Crustaceen — Kiemen, die als Hautausstülpungen an den Basalgliedern der Extremitäten gebildet sind. Außerdem hat die Dreiteilung der Thorakalsegmente der *Aglaspina*

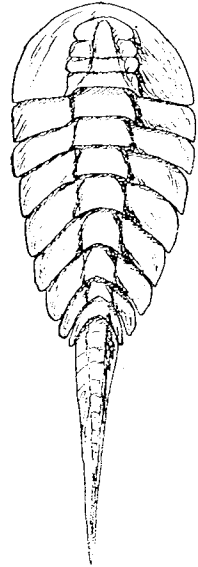


Fig. 76. *Molaria* WALCOTT (*Limulava*), Mittelkambrium (nach d. Abbildungen WALCOTTs).

in Rhachis und Pleuren keinerlei Analogon bei den Merostomen; ebensowenig der Schwanzfächer der *Limulava*, der, soweit ein Urteil möglich ist, wie bei den höheren Krebsen, unter Mitwirkung der zu Uropoden umgewandelten Spaltbeine des vorletzten Segments gebildet ist.

Was bei beiden Gruppen an Merostomen erinnert, ist einzig die äußere Körperform, die aber nur besagt, daß eine ähnliche Anpassungsrichtung vorliegt. Die Organisation ist die typischer Crustaceen. Es liegt sonach auch hier keine Übergangsgruppe vor, sondern wiederum nur, wie bei *Marvellomorpha* ein selbständiger Anpassungstyp des Crustaceenstamms, dem aber offensichtlich keine eigene Entwicklungsfähigkeit zukam.

Eine spezielle Durcharbeitung des kambrischen Crustaceenmaterials unter diesen Gesichtspunkten dürfte eine Reihe wichtiger Ergänzungen bieten. Hier konnte es sich nur um einzelne Hinweise handeln.

4) Eine Zusammenstellung auch nur der wichtigeren Literatur über die Stammesgeschichte der Vertebraten ist natürlich ausgeschlossen. Eine solche kann hier umso eher entbehrt werden, als auf Einzelheiten in der kurzen Zusammenstellung ja sowieso verzichtet werden mußte. Einzelheiten und weitere Literaturnachweise sind im übrigen jederzeit aus der hier angeführten Literatur zu ersehen. Es sind nur prinzipiell wichtige Arbeiten, vor allem neueren Datums zusammengestellt, die als unmittelbare Grundlage der oben gegebenen Darstellung gelten können:

1. DOLLO, L., Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. de la soc. belge de Géol., d. Pal. et d'Hydrog. Bd. 9, Brüssel, 1895.
2. HENNIG, E., Gyrodus und die Organisation der Pycnodonten. Paläontograph., Bd. 53, 1906.
3. — Die Säugerzähne des württembergischen Rhät-Lias-Bonebeds. N. Jahrb. f. Miner. usf. Beil. Bd. 46. 1921.
4. HARNISCH, Mitteilung über „Atmungsfunktion der Schwimmblase bei *Lepidosteus*“ nach G. POTTER. Die Naturwissenschaften, Berlin, 1928, pag. 596.
5. HUENE, F. V., Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, mit Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. Geol. Pal. Abh. Supplementband I, Jena, 1907—1908.
6. — Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Ibidem, Bd. 17, (N. F., Bd. 13), Jena, 1914.
7. — Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin, Borntraeger, 1922.
8. — Ein neuer Polycosaurier aus der unteren Permformation Sachsens. Geol. Pal. Abh. N. F., Bd. 14, Jena, 1925.
9. — Die Bedeutung der *Sphenosuchus*-Gruppe für den Ursprung der Krokodile. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 38, Berlin, 1925.
10. — Zur Frage der phylogenetischen Bedeutung des Wirbelbaues der Tetrapoden. Paläontolog. Zeitschr., Bd. 7, Berlin, 1926.
11. — Gondwana-Reptilien in Südamerika. Paläontologia Hungarica. Bd. 2, Budapest, 1926.
12. JAFKEL, O., Über die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 55, 1903.
13. — Über die Beurteilung der paarigen Extremitäten. Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wissensch., Bd. 26, Berlin, 1909.
14. — Die Wirbeltiere. Berlin, 1911.

15. JAEKEL, O., Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt, II. *Testudinata*. Paläontol. Zeitschr. Bd. 2, Berlin, 1916.
16. — Die Mundbildung der Placodermen. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, Jahrg. 1919.
17. — Die Atemorgane der Wirbeltiere in phylogenetischer Beleuchtung. Zoolog. Anzeiger, Bd. 70, 1927.
18. — Der Kopf der Wirbeltiere. Ergeb. d. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 27, Berlin. 1927.
19. KIAER, J., The Downtonian fauna of Norway, I. *Anaspida* with a geological introduction. Vidensk. Selsk. Skrifter, Math. nat. KL. Nr. 6. Oslo 1924.
20. NOPCSA, F. V., Die Familien der Reptilien. Fortschr. d. Geol. und Paläont. Heft 2, Berlin, Borntraeger, 1923.
21. SCHAUNSLAND, H., Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In HERTWIG, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena, 1901—1902.
22. SCHWARZ, H., Über die Wirbelsäule und die Rippen der holospondylen Stegocephalen. Beitr. zur Paläont. und Geol. Österr.-Ung. u. d. Orients. Bd. 21, 1906.
23. SIMPSON, G. G., Mesozoic Mammalia, I. American Triconodonts. Amer. Journ. of Science, 1925. II. *Tinodon* and its allies. Ibidem, 1925. III. Preliminary comparison of jurassic mammals. Ibidem, 1925. IV. The Multituberculates as living animals. Ibidem, 1926.
24. — A catalogue of the mesozoic Mammalia in the geological department of the British Museum. London, 1928.
25. STENSJÖ, E., Über zwei Coelacanthiden aus dem Oberdevon von Wildungen. Paläontol. Zeitschr. Bd. 4, 1922.
26. — On the head of the Macrophtalichtyids. Chicago, Field Museum of natur. Hist. Geol. ser. Vol. 4, 1925.
27. — The Downtonian and devonian Vertebrates of Spitsbergen Pt. I, Cephalaspida. Det Norske Vidensk. Akademie in Oslo, 1927.
28. SUSHKIN, P., On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain case in the early Tetrapoda. Paläontol. Zeitschr. Bd. 8, 1926.
29. WATSON, D. M. S., The carboniferous *Amphibia* of Scotland. Palaeontogr. Hungarica, Bd. 1, Budapest, 1926.
30. — The evolution and origin of the *Amphibia*. Philosoph. Transactions, Royal society London, Ser. B., Bd. 214, 1926.

## B. Vergleich der einzelnen Entwicklungsabläufe

### 1. Vergleich des Entwicklungsablaufs von Crustaceen und Vertebraten

Die Gegenüberstellung der Entwicklungsabläufe zweier in sich abgeschlossener Tierstämme im vorhergehenden zeigt auffallende Parallelität fast bis in Einzelheiten. Wie die Trilobiten unter den Crustaceen, so stellen die silurischen, gepanzerten Cyclo-



stomen unter den Vertebraten eine ausgesprochen ancestrale Gruppe dar, die aber in beiden Fällen nicht in generalisierten Stammformen, sondern mit einer Reihe typischer, wohl ausgeprägter Anpassungsformen erscheint. In beiden Fällen treten die unmittelbaren Abkömmlinge der ancestralen Gruppe rasch zurück: die Trilobiten erlöschen mit dem Paläozoikum, nachdem sie ihre Hauptentfaltung schon im älteren Silur durchgemacht haben; die Cyclostomen leben postdevonisch nur noch in wenigen, stark degenerativen Relikten weiter. In beiden Fällen ist es ein grundsätzlicher Wechsel der Lebensweise, der den eigentlichen Anstoß zu einer Weiterbildung und Differenzierung, zur Entstehung neuer Organisationsmerkmale abgibt, während das Verharren bei der ursprünglichen Lebensweise den ursprünglichen Bauplan ohne grundsätzliche Modifikationen stabilisiert. Bei den Crustaceen ist es der Übergang aus dem vagilen Benthos ins Pelagial, der zur Karapaxbildung und damit zur Heteronomie der Körpersegmente führt — dadurch eine grundsätzliche Neuorientierung des Körpers bedingend —, sowie die Umbildung des zweiten Kopfextremitätenpaares zu einer Ruder-, sekundär einer Sinnesantenne veranlaßt. Bei den Vertebraten ist es der Übergang von aquatischer zu amphibischer, evtl. terrestrischer Lebensweise, der die Bildung der beiden Extremitätenpaare und die Neugestaltung der Atmungsorgane, z. T. vielleicht auch die Herausbildung der Gnathostomie verursacht.

In beiden Fällen erfolgt die Umstellung nicht allmählich; Übergangsformen fehlen vollkommen und ausnahmslos; es scheint vielmehr ein rascher, sprunghafter Vorgang vorzuliegen. In beiden Fällen erfolgt die Umgestaltung auch nicht nach einem einheitlichen Plan in ganz bestimmter Spezialisationsrichtung, sondern sie tritt auf zahlreichen, grundsätzlich verschiedenen Wegen auf (*Phyllopoda anostraca*, *notostraca*, *conchostraca*, *Malacostraca*, *Cirripedia*, *Marrellomorpha*, *Limulava-Aglaspina*, bzw. *Antiarchi*, *Arthrodira*, Selachier, Crossopterygier). Es werden gewissermaßen die verschiedenen Möglichkeiten, auf denen die Umgestaltung des Grundtypus erfolgen kann, verwirklicht.

Die Weiterentwicklung dieser primär vollkommen gleichwertigen Bauplantypen, dieser verschiedenen Reaktionsmöglichkeiten auf die neuen Lebensverhältnisse erfolgt in allen Fällen unter starrer Festhaltung des jeweiligen Bauplans. Es gibt keine Brücke, die von den Selachiern zu den Crossopterygiern führt, wie ja schon längst erkannt ist; und es gibt keinen Übergang von

dem Antiarchen-Typus zu irgend einer andern Vertebratengruppe. Ebenso wenig gibt es einen Übergang vom phyllopoden zum malacostraken Crustaceentyp oder von den Marelleomorpha zu den Phyllopoda. Der einmal vorhandene Bauplan ist die einzige Basis, auf der eine weitere Differenzierung statthaben kann.

Charakteristisch ist nun der Ablauf der weiteren Entwicklung bei den verschiedenen Bauplantypen. Es zeigt sich nämlich, daß nur wenige davon weitere Entwicklungsfähigkeit besitzen; so sind es unter den Vertebraten nur die Crossopterygier, die aufsteigende und fortschreitende Differenzierung erleben; unter den Crustaceen sind es allein die *Malacostraca* und die *Phyllopoda conchostraca*. Alle andern scheiden frühzeitig aus, sei es, daß sie nur eine absteigend degenerative Entwicklung ohne reichere Entfaltung durchmachen, wie die Selachier oder die *Phyllopoda anostraca* und *notostraca* — die Cirripedier, deren Entwicklung nicht zu übersehen ist, müssen unberücksichtigt bleiben —, sei es, daß sie gänzlich erlöschen, wie die *Antiarchi* und *Arthrodira* oder die *Marrelleomorpha* und *Limulava-Aglaspinga*.

Was diese erste Entfaltung des ganzen Stammes, das zeigt in fast schematisch gleicher Weise wiederkehrend die Entfaltung der eine aufsteigende Entwicklung besitzenden Bauplantypen. Es genügt, an die Entfaltung, der auf die Archaeostraken folgenden Entwicklungsstufe der Pygocephalomorphen zu erinnern, von der die Arthrostraken, Cumaceen, Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Dekapoden ausstrahlen, während den Archaeostraken hier die gleiche Rolle zufällt, wie auf der vorhergehenden tieferen Stufe den Trilobiten. Der gleiche Ablauf wiederholt sich innerhalb der Dekapoden. Bei den Vertebraten gilt genau dasselbe, vgl. die Entfaltung der Tetrapoden, die Entfaltung der Diapsiden auf der nächst höheren Stufe usf.

Wenn sonach rein äußerlich morphologisch der Entwicklungsablauf auf jeder Entwicklungsstufe wieder derselbe ist, so ist naturgemäß auf der andern Seite auf jeder nächsthöheren Entwicklungsstufe die Differenzierungsmöglichkeit weiter eingeengt; sie erfolgt auf jeder Entwicklungsstufe gewissermaßen auf einer andern Ebene, betrifft ein immer weniger grundsätzliches Organisationsmerkmal. Während die Bauplandifferenzierung der ersten Entfaltung des Vertebratenstamms grundsätzlich nur die Umgestaltung der Atmungsorgane, die Bildung der Gnathostomie und der Extremitäten betrifft — Organisationsmerkmale, die damit in

den einzelnen Gruppen jeweils festgelegt sind —, so ist es auf der zweiten Stufe der Embolomeri die Wirbelsäule, die eine grundsätzliche Neuorganisation erlebt. Auf der Stufe der Reptilien ist der Bauplan der Wirbelsäule als einer gastrozentralen festgelegt, es sind nur noch Modifikationen derselben möglich, die grundsätzliche Differenzierung betrifft den Schädel usw. Gleiches zeigen die Crustaceen.

Dieser Vergleich zeigt zunächst, daß  
 alle Entwicklung zyklisch abläuft,  
 und zwar in der Weise, daß dem Großzyklus des Stammes oder der Klasse die Entwicklungen der Ordnungen, Familien usw. als Zyklen mit gewissermaßen geringerer Wellenlänge eingeschachtelt sind. Innerhalb jedes Entwicklungszyklus sind deutlich zwei Stadien unterscheidbar:

1. ein Stadium, in dem der Grundtypus eine explosive Aufspaltung in eine Reihe möglicher Baupläne und Anpassungstypen erfährt, Baupläne natürlich jeweils im Rahmen des zugrunde liegenden Grundtypus.
2. ein Stadium, in dem die einmal gebildeten Baupläne ihre folgerichtige Ausgestaltung erfahren, in dem aber keine grundsätzliche Neubildung, die über den Rahmen dieser Baupläne hinausgreift, mehr entsteht.

## 2. Diskussion der Möglichkeit einer Verallgemeinerung

Das Ergebnis im vorhergehenden ist gewonnen aus dem Vergleich des Entwicklungsablaufs in zwei Tierstämmen. Kommt ihm allgemeinere Bedeutung zu? Ist Verallgemeinerung auf die Gesamtheit der Tierwelt möglich? Schon die Tatsache der grundsätzlichen und vollständigen Übereinstimmung bei zwei selbständigen, voneinander ganz unabhängigen Tierstämmen macht dies wahrscheinlich. Darüber hinaus ist es die ausnahmslose Wiederkehr des gleichen Entwicklungsmodus bis in kleinste systematische Einheiten herunter — auch der Entwicklungsablauf der Art, ja des Individuums ist ja der gleiche —, die für die Möglichkeit einer Verallgemeinerung spricht. Doch aber ist, ehe auf diese Ergebnisse allgemeinere Folgerungen aufgebaut werden, eine Prüfung dieser Frage notwendig. Leider ist nun eine entsprechende Analyse des Entwicklungsganges durch die übrigen Tierstämme hindurch mit der gleichen Sicherheit, wie bei den Crustaceen und Vertebraten, vorläufig nicht möglich. Immerhin lassen sich gewisse Grundzüge erkennen, wenigstens bei den besser bekannten Gruppen.

### A. Die Entfaltung der Arthropoden<sup>1)</sup>

Von den drei Stämmen der Arthropoden — *Crustacea*, *Tracheata*, (Protracheaten, Myriapoden, Insekten), *Arachnoidea* — sind in den vorhergehenden Abschnitten die Crustaceen eingehend analysiert worden. Nicht berührt wurde bisher die Frage nach den Beziehungen der Crustaceen zu den beiden anderen Arthropodenstämmen, die im folgenden zunächst noch kurz diskutiert werden sollen.

Es fehlt nicht an Versuchen, die drei Arthropodenstämme aufeinander zurückzuführen. Die meisten gingen von der Vorstellung aus, daß die Crustaceen die primitivsten Arthropoden seien und den Ausgangspunkt auch für die beiden anderen Gruppen darstellten. So sei nur an die Versuche WALCOTTS erinnert, die Merostomen von Trilobiten abzuleiten, oder an die Hypothese HANDLIRSCHS, die später auch von STEINMANN aufgegriffen wurde, daß die Insekten auf Trilobiten zurückgehen. Auch die vielen Versuche, Zusammenhänge zwischen *Limulus* und den Trilobiten zu konstruieren, seien hier erwähnt. Auf der andern Seite freilich wurde auch die Ansicht vertreten, daß die Tracheaten — über die Protracheaten — unmittelbar auf Anneliden zurückgehen, also keine direkten Beziehungen zu den Crustaceen beständen.

Gemeinsam der Gesamtheit der Arthropoden ist

1. die metamere Körpergliederung,
2. die Chitinpanzerung der Körperoberfläche (die allerdings sekundär verloren gehen kann),
3. das Vorhandensein gegliederter Extremitäten,
4. das Vorhandensein von Respirationsorganen,
5. das Vorhandensein eines Augen tragenden Kopfes mit der Mundöffnung,
6. die Ausbildung des ersten Extremitätenpaares als Fühler.

Diese Merkmale kommen sonach der Stammform der Arthropoden zu. Besondere Kauextremitäten fehlten jedoch zweifellos noch. Der Körper war annelidenähnlich homonom gegliedert. Was eine derartige Form von Anneliden unterscheidet, ist das Vorhandensein gegliederter Extremitäten und von Augen, sowie des Fühlerpaares am Kopf, Merkmale, die in korrelativem Zusammenhang zueinander stehen, indem sie Anpassungsmerkmale an eine lebhaftere Lebensweise sind.

Dieser Grundtypus der drei Arthropodenstämme ist nun jeweils in grundsätzlich verschiedener Weise modifiziert, und zwar

1. hinsichtlich der Herausbildung der Heteronomie, indem bei den Arachnoideen die Aufnahme flüssiger Nahrung beibehalten wurde, so daß eine Umbildung der vorderen Extremitätenpaare im Dienste der Nahrungsaufnahme nicht erfolgte — die hinteren, dem Fühlerpaar folgenden Extremitätenpaare, behalten ihre Funktion als Bewegungsorgane —, während bei den Tracheaten und Crustaceen ein Übergang zu fester Nahrung erfolgte, so daß bei den Tracheaten die drei auf das Fühlerpaar folgenden, bei den Crustaceen die vier nächstfolgenden Extremitätenpaare zu Mundwerkzeugen umgewandelt wurden, während die Gehfunktion auf die hinteren Paare beschränkt wird; mit andern Worten: Crustaceen und Tracheaten nehmen die vorderen vier bzw. drei Körpersegmente in einen selbständigen Kopf herein, während bei Arachnoideen ein selbständiger Kopf sich nicht herausbildet.
2. hinsichtlich der Atmungsorgane. (Die Herausbildung derselben ist unmittelbare Folge der stärkeren Chitinisierung der Körperoberfläche, so daß diffuse Hautatmung ausgeschlossen ist.) Die Respirationsorgane der Crustaceen sind entsprechend der primär aquatischen Lebensweise als verästelte Hautausstülpung (Kiemen), die der Tracheaten und Arachnoideen entsprechend ihrer primär terrestrischen Lebensweise als Hauteinstülpungen (Tracheen, bzw. Tracheenlungen) entstanden und gebildet.
3. hinsichtlich der Extremitäten, die bei den aquatischen Crustaceen als Spaltbeine, bei den terrestrischen Tracheaten und Arachnoideen als einästige Gehbeine angelegt sind.

Daraus geht eindeutig hervor, daß die erste Differenzierung der drei Arthropodenstämme durch eine primär verschiedene Anpassungsrichtung bedingt war, daß mit andern Worten ein Übergang von einem zum andern ausgeschlossen ist. Es sind drei verschiedene mögliche Bauplantypen des anneloiden Grundtypus. Und das wird auch durch das paläontologische Material bestätigt: denn alle Versuche, zwischen Trilobiten und den Arachnoideen über *Limulus* eine Brücke zu schlagen, können als nicht stichhaltig gelten; ebenso

die Versuche WALCOTTS einen Übergang zwischen Crustaceen und Merostomen zu konstruieren (*Limulava*, vgl. oben) — vgl. auch VERSLUYS und POMPECKJ. Auch die Ableitung der Insekten unmittelbar von Trilobiten ist trotz den eingehenden Vergleichen HANDLIRSCHS in keiner Weise haltbar, zudem da die Bildung pleurenähnlicher Duplikaturen der Segmente, auf die HANDLIRSCH für die Erklärung der Flügel so großen Wert legt, keineswegs auf die Trilobiten beschränkt ist, sondern auch bei Myriapoden vorkommt (*Euphoberia*, ? *Arthropleura*).

Die Entfaltung der *Tracheata* und *Arachnoidea* als primär terrestrischer Gruppe ist leider nicht so klar verfolgbar an Hand fossilen Materials, wie bei den aquatischen Crustaceen; immerhin zeigen die Darlegungen VERSLUYS' über die Merostomen, die Diskussion der Phylogenie der Insekten durch HANDLIRSCH und PRUVOST, daß der Entwicklungsablauf hier in ganz entsprechender Weise anzunehmen ist.

#### B. Die Entfaltung der *Mollusca*?).

Von den großen Hauptgruppen der Mollusken sind reichlich durch fossiles Material belegt die Lamellibranchier, die Gastropoden und die Cephalopoden. Relativ häufig, aber wenig bekannt sind die ausgestorbenen *Comularida*, während *Amphineura* und *Scaphopoda* fossil nur selten sind. Von diesen sind die *Comularida*, *Cephalopoda* und *Gastropoda*, sowie — allerdings mit wenig sicheren Formen — die Lamellibranchier schon im Kambrium vertreten; *Amphineura* und *Scaphopoda* setzen mit dem Untersilur ein.

Der Grundtypus der *Mollusca* ist charakterisiert durch einen primär zweifellos metameren Körperbau, ein *Trochophora*-Larvenstadium — was auf Anneliden-ähnliche Stammformen hinweist —, einen vom Körper deutlich getrennten muskulösen Kriechfuß, einen differenzierten Kopf mit Mundöffnung und der Tendenz, tentakel-ähnliche Anhänge zu bilden, einen ebenfalls relativ deutlich getrennten Eingeweidesack, ein in drei Ganglienpaare getrenntes Nervensystem (Cerebral-, Visceral- und Pedalganglion). Dazu kommt die Fähigkeit, eine Kalkschale zum Schutz des Körpers auszuscheiden und korrelativ damit verknüpft die Notwendigkeit, anstelle der ursprünglich wohl diffusen Hautatmung ein besonderes Atmungsorgan, die Kieme zu bilden, die in einer Hautfalte (Mantelhöhle) zwischen Eingeweidesack und Schale, bzw. dem die Schale aussondernden Mantel lokalisiert ist.

Was gegenüber den anneloiden Stammformen prinzipiell neu ist, das ist zunächst die Differenzierung des Kriechfußes, bzw. die Dreigliederung des Körpers und die damit im Zusammenhang stehende Konzentration des Nervensystems auf drei Ganglienpaare. Da es sich hierbei nicht um unmittelbar formbestimmende Merkmale handelt, sind diese Merkmale für die verschiedenartige Differenzierung der Mollusken von untergeordneter Bedeutung. Ihre Bedeutung in klassifikatorischer und stammesgeschichtlicher Hinsicht ist nur gering. Unbedingt formbestimmend für den ganzen Körper und für die Lebensweise von ausschlaggebender Bedeutung ist vor allem die Ausbildung der Schale und der damit im Zusammenhang stehenden Merkmale (Mantel, Mantelhöhle, Kiemen).

Da eben infolge davon in bezeichnender Weise die Schalenanlage in sehr frühe ontogenetische Stadien rückverlegt wird (*Trochophora*-Stadium, vgl. später), ist eine rasche und grundsätzliche Umbildung der Organisation entsprechend den durch den Schalenbauplan vorgeschriebenen Notwendigkeiten möglich.

Jede Erörterung der Zusammenhänge der einzelnen Molluskengruppen hat daher auszugehen von dem Bauplan der Schale und von der Frage, inwieweit die verschiedenen Schalenbaupläne aufeinander zurückzuführen sind. Im Auge zu behalten ist dabei stets, daß der Grundtypus, entsprechend dem wohl entwickelten Kriechfuß eine benthonisch kriechende Lebensweise hatte und daß die erste Schalenanlage zweifellos einem Schutzbedürfnis entsprang.

Einen ersten und sehr charakteristischen Schalentypus zeigen die Amphineuren — die schalenlosen Aplacophoren sind zweifellos nicht primitiv, sondern durch Schalenrückbildung entstanden, wie auch der stark reduzierte Fuß zeigt; die Plakophoren sind primitiver. — Dem Schutzbedürfnis ist hier dadurch genügt, daß auf der zu schützenden Dorsalseite eine Reihe einzelner Kalkplatten gebildet wurde. Wenn dieser Schalenbauplan auf der einen Seite dem Körper eine freie Beweglichkeit gestattet, so bleibt auf der andern Seite der Kopf ganz ungeschützt, da naturgemäß ein Zurückziehen des Kopfes in die Schale nicht oder höchstens ganz ungenügend möglich ist. Zur Ausgleichung dieses Mangels werden die Kalkplatten nach vorn über den Kopf ausgedehnt; das führt notwendig zur Reduktion der Augen, d. h. zur Aufgabe selbständig aktiven Herumkriechens. So resultiert das eigenartige Ergebnis, daß die Formen, denen die Schale unter sämtlichen Mollusken die größte Körperbeweglichkeit gestattet, an den Untergrund angesaugt,

fast ganz sessil geworden sind. Dem entspricht es auch, daß bei den vorwiegend paläozoischen Eoplacophoren die Dorsalplatten mehr länglich sind (größere Beweglichkeit), während die Form der jüngeren Placophoren sich mehr und mehr einem breiten, kurzen Oval nähert. Vom Schalenbauplan der Amphineuren führt kein Weg zu irgend einer andern Molluskengruppe.

Eine vollständige Umhüllung des Körpers einerseits und trotzdem die Möglichkeit einer Kommunikation mit der Außenwelt wird erreicht durch die Bildung einer zweiklappigen Schale. Diesen Typus repräsentieren die Lamellibranchier. Die in der ersten Anlage als unpaares Schalenhütchen auf der Dorsalseite sich bildende Schale wird schon auf dem *Trochophora*-Stadium in der Mediane geknickt und in zwei seitlich den Körper ganz umwachsene Schalenklappen zerlegt. Die vollständige Umhüllung führt auf einem anderen Wege als bei den Amphineuren ebenfalls zu einer raschen Reduktion des Kopfes mit den Augen und damit zu einer sehr trägen mikrophagen Lebensweise, aber auf anpassungsfähigerer Grundlage als bei den Amphineuren. Denn dieser Bautypus der Schale führt zu wesentlich reicherer Entwicklung.

Die Schalenanlage der Skaphopoden geht wie bei den Lamellibranchiern von einer dorsalen Mantelduplikatur aus, die beidseitig über die Körperflanken herabwächst, im Gegensatz zu diesen aber auf der Ventralseite verwächst, dafür weder das Vorder- noch das Hinterende des Tieres umschließt, noch auch in der dorsalen Mediane sich durchknickt. Trotz Ähnlichkeit in der ersten Anlage, also ein ganz anderes Prinzip, den Körper allseitig zu schützen, ein Bauplantypus, bei dem zwar — wie bei den Lamellibranchiern die geschlossene Einheitlichkeit des gesamten Körpers gewahrt bleibt, aber auf grundsätzlich anderem Wege. Unmittelbare Beziehungen zwischen beiden Gruppen sind daher ausgeschlossen.

Im Gegensatz zu Lamellibranchiern und Scaphopoden beschränkt sich bei den Gastropoden die Schale von vornherein auf den Schutz der Dorsalseite, des Eingeweidetasches. Die Mantelduplikatur umwächst den Körper seitlich nicht, sondern legt sich nur über den Eingeweidetasch nach hinten, so daß die die Kiemen bergende Mantelhöhle hinten dorsal liegt. Kopf und Fuß bleiben frei, so daß also die Beweglichkeit in keiner Weise behindert wird. Um trotzdem einen vollständigen Schutz für den Körper zu erreichen, muß die dorsale Schalenkappe so geräumig sein, daß



Kopf und Fuß in sie zurückgezogen werden können; d. h. die Schale wird kegelförmig angelegt, nicht als flacher Deckel. Es ist also genau das umgekehrte Prinzip wie bei den Lamellibranchiern und den Skaphopoden. Mit fortschreitendem Größerwerden muß auch die kegelförmige Schale weiterwachsen. Der Eingeweidesack wird mehr und mehr in die Länge gezogen; unmittelbare Folge ist:

1. die Trennung von Fuß, Kopf und Eingeweidesack, wie das für die Gastropoden so charakteristisch ist,
2. ein immer Schwerer- und Längerwerden der kegelförmigen Schale, so daß ein senkrechtes Tragen derselben nicht mehr möglich ist.

Hinsichtlich des ersten Punktes ist zu bemerken, daß die bei den heutigen Gastropoden vollständig durchgeführte Trennung des Eingeweidesackes bei den altpaläozoischen primitiven Pleurotomariiden und Euomphaliden offensichtlich noch verhältnismäßig wenig ausgeprägt war; denn die Anfangswindungen sind, trotzdem relativ wenig Windungen vorhanden sind, vielfach abgekammert; der Eingeweidesack wurde also mit fortschreitendem Wachstum nach vorn gezogen. Hinsichtlich des zweiten Punktes war notwendige Folge, daß die Schale umgelegt wurde; da ein Umlegen nach vorn die Fortbewegung behindert, ein Umlegen nach hinten die Kiemenhöhle zusammenpreßt, war ein solches nur seitlich möglich, woraus im Verlauf des Wachstums die Spiralförmigkeit der Schale, die Verschiebung der Kiemen nach vorn und die Verdrehung der Ganglienpaare resultierte.

Ebenfalls von einer dorsalen kegelförmigen Schale, die nur den Eingeweidesack umgab, während Kopf und Fuß frei blieben, so daß die freie Kriechbewegung nicht behindert wurde, gehen die Cephalopoden aus. Das Weiterwachsen der kegelförmigen Schale führt zu dem gleichen Problem, wie bei den Gastropoden, daß diese Schale allmählich zu schwer wird und an die Muskulatur des Eingeweidesackes sehr hohe Anforderungen stellt. Die Lösung erfolgt hier jedoch auf grundsätzlich anderem Wege als bei den Gastropoden: der Eingeweidesack verbleibt im gemeinsamen Körperverband, wird mit dem Weiterwachsen aus den hinteren Schalenanteilen herausgezogen, diese werden abgekammert, wobei der Mantel die Fähigkeit entwickelt, Gas auszuschleimen. Dadurch vermag die Schale sich selber zu tragen, sie belastet den Körper nicht. Damit ist hier die Möglichkeit gegeben, daß die Schale in gerader

Richtung weiter wächst (Orthoceren, Endoceren). Diese Entwicklung führt notwendigerweise dazu, daß schließlich der Schalenauftrieb so groß wird, daß das ganze Tier emporgehoben wird, eine Tendenz, der durch Kalkausscheidungen vom Mantel im Siphon (Endoceren, Cyrtocoaniten), Schalenverdickungen (Phragmoceraten) oder Abstoßung der Luftkammern (Ascoceraten) begegnet wird, bzw. die durch Übergang zu schwimmender Lebensweise ausgenützt wird (Einrollung der Schale, und dadurch Bildung einer zum Schwimmen geeigneten Form und Umbildung des Fußes zu einem Schwimorgan, dem Trichter). Der Bauplan der Cephalopodenschale zeigt sonach — trotz ähnlicher Grundlage — grundsätzliche Verschiedenheit von dem Bauplan der Gastropodenschale; ein Übergang zwischen beiden Typen ist ausgeschlossen.

Die als *Conularida* zusammengefaßten Formen sind nur ungenügend bekannt. Die Bildung der hoch kegelförmigen Schale ist nur von einer ähnlichen Grundanlage aus zu verstehen, wie bei den Gastropoden, nämlich als Dorsalschale, die den Eingeweidesack aufnimmt, während Kopf und Fuß frei bleiben, eventuell zurückziehbar sind. Im Gegensatz zu den Gastropoden wird jedoch mit fortschreitendem Wachstum der Eingeweidesack aus dem hinteren Teil der Schale zurückgezogen, bzw. dieser infolge davon abgekammert. Damit ist ein Spiralwachstum der Schale von vornherein unmöglich gemacht, die Schale kann nur konisch weiterwachsen. Da offenbar — entsprechend dem Fehlen eines Siphons — auch die Fähigkeit einer Gasabscheidung mangelt, fehlt ein Schalenauftrieb. Damit entfällt auf der einen Seite die Möglichkeit ohne weiteres zu schwimmender Lebensweise überzugehen, auf der andern Seite behindert die Schale die kriechende Fortbewegung. Die Folge ist, daß freie Bewegung vielfach überhaupt aufgegeben wird und die Schalen festwachsen. Auch die Bildung eines die Schalenmündung ganz verschließenden Deckels — möglicherweise vom Fuß ausgeschieden? — deutet — nach Analogie mit den Muscheln — auf sehr weitgehende Aufgabe eigener Beweglichkeit.

Dieser kurze Überblick über die Bauplantypen der Molluskenschalen zeigt, daß in den sechs Klassen der Amphineuren, Lamellibranchier, Skaphopoden, Gastropoden, Cephalopoden und *Conularida* sechs grundsätzlich verschiedene Typen vorliegen, die in keiner Weise aufeinander zurückführbar sind, daß mit andern Worten eine

seriale Anordnung der Molluskenklassen nicht möglich ist, daß diese vielmehr vollkommen gleichwertig nebeneinanderstehen. Die Entfaltung des Molluskenstamms ging in genau der gleichen Weise vor sich, wie die Entfaltung der Arthropoden, der Crustaceen, der Vertebraten usw., indem der Grundtypus sich in eine Reihe möglicher, gleichzeitig und sprunghaft auftretender Bauplantypen auflöste, von denen nur ein Teil sich als weiterbildungsfähig erwies (Lamellibranchier, Gastropoden und Cephalopoden), während die übrigen als „fehlgeschlagene Anpassungen“ rasch erlöschen oder formenarm bleiben.

### C. Die Entwicklung der Lamellibranchier<sup>2)</sup>

Wie die erste Entfaltung des Molluskenstamms, so entspricht auch die weitere Entwicklung der einzelnen Molluskengruppen durchaus den Verhältnissen und dem Grundschema, wie es oben dargestellt wurde. Schon aus der Tatsache, daß die nicht entwicklungsfähigen Bauplantypen nicht zur Bildung zweckmäßiger Schalentypen übergehen, sondern starr innerhalb des einmal gewählten Schalentypus beharren, erhellt dies. Darüber hinaus läßt die Entwicklung der einzelnen Gruppen — soweit diese heute erfaßbar ist — gleiches Verhalten erkennen. Zum Beweise mögen einige Bemerkungen über Lamellibranchier und Cephalopoden dienen.

Die vollständige Umhüllung des Körpers durch die Schale macht eine reiche Entwicklung der Kiemen notwendig, da der Mangel des dauernd frischen, die Kiemen umspülenden Wasserstroms durch Vergrößerung der Kiemenoberfläche ausgeglichen werden muß. Ausbildung und Entwicklung der Kiemen ist daher von grundsätzlicher Bedeutung; und mit Recht konnte PELSENER seinem System der Lamellibranchier den Kiemenbau zugrunde legen, indem er die Hauptgruppen der Protobranchier, Filibranchier, Pseudolamellibranchier und Eulamellibranchier ausschied. Daß innerhalb der größten Gruppe der Eulamellibranchier nach dem Kiemenbau noch eine charakteristische Einteilung möglich sei, deutet N. ODHNER an. Von ebenfalls grundsätzlicher Bedeutung für die Entwicklung der Lamellibranchier ist das Problem, die beiden Schalenklappen so aneinander zu befestigen, daß ein Öffnen und Schließen ohne weiteres möglich ist, daß aber dabei die Schalen nicht gegeneinander verschoben werden, d. h. das Problem der Schloßbildung. Auf diesem, auch am fossilen Material der Untersuchung zugänglichen Merkmal basiert die Systematik NEUMAYRS.

Daß dieses System in der Weise, wie es dann später durch BERNARD, FRECH und neuere Untersuchungen weitergeführt und modifiziert wurde, sich weitgehend mit den Gruppen PELSENEERS deckt, spricht für die Richtigkeit der auf diesen Wegen unabhängig voneinander erkannten Zusammenhänge. Die folgenden Betrachtungen sollen daher von diesen Grundlagen ausgehen.

Eine erste, von NEUMAYR als primitivste Gruppe betrachtete Abteilung der *Palaeoconchae* NEUM., die auf das Palaeozoikum beschränkt ist, im allgemeinen dünnchalige, gleichklappige Formen mit zahllosem oder leicht gekerbtem Schloß, integripalliatem Mantelrand und zwei ungefähr gleichgroßen Schließmuskeleindrücken umfaßt, wurde in der Folgezeit im allgemeinen nicht aufrecht erhalten, so vereinigte sie GROBBEN mit den Protobranchiern. Demgegenüber glaubte FRECH sie — insbesondere unter dem Eindruck der BERNARDSchen Ausführungen —, wenn auch in anderem Umfang als NEUMAYR, festhalten zu sollen. Grundtypus dieser Gruppe ist die Familie der im Obersilur und Devon verbreiteten Praecardiiden. Die Lunulicardiiden sind zu wenig bekannt, um über ihre Stellung etwas aussagen zu können. Ob die gewöhnlich als integripalliate Desmodonten zusammengefaßten Familien (*Solenopsidae*, *Vlastidae*, *Grammysiidae* und *Solenomyiidae*) unmittelbar hier eingereiht werden können, ist zweifelhaft. Sicher scheint mir, daß diese Formen mit den sinupalliaten Desmodonten im engeren Sinne, die erst mit dem Mesozoikum beginnen, nichts zu tun haben. Manches deutet auf engere Verwandtschaft mit den Praecardiiden. All diese Formen, denen ein eigentliches Schloß abgeht, erlöschen mit dem Palaeozoikum. Ihre Hauptenfaltung fällt ins Obersilur, sofern die integripalliaten „Desmodonten“ hierher gehören, schon ins Untersilur. Keine der anderen Lamellibranchiergruppen läßt sich hier anschließen. Die Frage kann nur die sein, ob sich alle genannten Familien als *Palaeoconchae* zusammenfassen lassen, oder ob nicht richtiger verschiedene gleichwertige Gruppen nebeneinander auszuscheiden sind.

Daß in den *Palaeoconchae* tatsächlich sehr primitive Formen vorliegen, geht aus der stets dünnen Schale hervor, die — wenigstens bei den primitiveren Formen — morphologisch nur dem Prodissoconch der übrigen Lamellibranchier vergleichbar ist. Dies



Fig. 77. *Palaeoconchae*:  
*Cardiola alata* BARR.;  
Obersilur (n. BARRANDE).  
Persistierende Embryonal-  
zähne, vgl. FRECH a. a. O.

bestätigt das Schloß: Schloßzähne, die denen der übrigen Lamelli-branchiergruppen homolog sind, fehlen; dagegen entspricht die Kerbung des Schloßbrands in jeder Hinsicht dem fein gekerbten Embryonalschloß des Prodissoconchs der übrigen Lamellibranchier. Die Schalen der Palaeoconchen stellen somit gewissermaßen nur groß gewordene Prodissoconche dar.

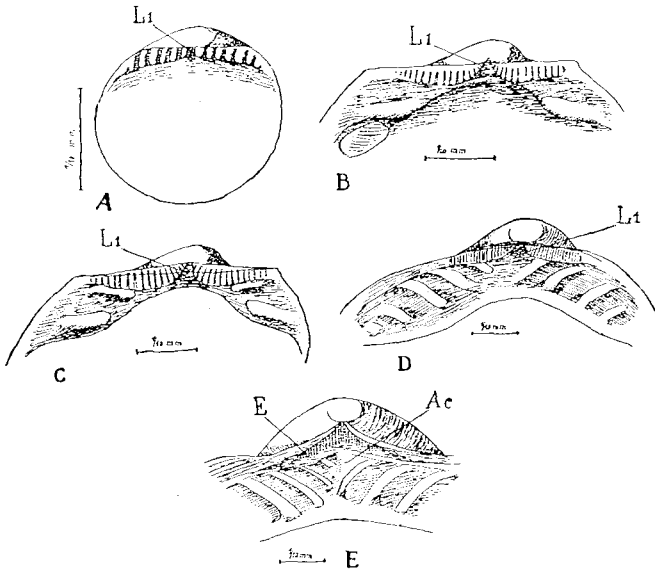


Fig. 78. Beispiel der Schloßentwicklung bei Taxodonten: *Axinea obovata* LAM. Mittelliozän (n. BERNARD). —  $L_1$ , primäre Ligamentgrube, E epidermales (unelastisches) Ligament, Ac Zentralfeld. — Stad. A: Prodissoconch mit Embryonalzähnelung und primärer Ligamentgrube. Stad. B: Neben der Embryonalzähnelung tritt die Anlage eines ersten definitiven Schloßzahns in Form einer Primitivlamelle auf. Stad. C: Dorsal vom ersten erscheint ein zweiter definitiver Zahn in gleicher Form wie der erste. Stad. D: Alle weiteren definitiven Zähne treten in Form von Primitivlamellen ventral vom ersten Zahn auf. Daneben ist die Embryonalzähnelung noch vorhanden. Die primäre Ligamentgrube ist vergrößert. Stad. E: Durch Entwicklung des endgültigen Ligaments ist die Embryonalzähnelung überwuchert. Die Primitivlamellen sind zu taxodonten Zähnen in der Weise geworden, daß jeder Primitivlamelle ein Zahn entspricht.

Eine zweite, sehr klar umgrenzte Gruppe wird durch die Taxodonten repräsentiert. Die Primitivität derselben wird nicht allein durch ihr hohes geologisches Alter (mindestens Untersilur), sondern auch durch die primitiven Kiemen („Protobranchier“ PEL-SENEERS) und die gleichartige Ausbildung der zahlreichen Schloßzähne dokumentiert. Am Prodissoconch ist eine feine Kerbung

des Schloßbrands vorhanden, die dem Schloß der Palaeoconchen homolog ist. Dieses primäre Schloß besteht mitunter auch noch in der ersten Zeit des Dissoconchs. Daneben erscheinen schon die ersten endgültigen Zähne in Form der sogenannten Primitivlamellen, die zunächst parallel zum Schloßbrand stehen, im Lauf des weiteren Wachstums aber mehr oder weniger vertikal gestellt werden. Infolge des Wachstums des Ligaments wird das Primärschloß allmählich obliteriert, so daß es der erwachsenen Schale ganz fehlt.

Die Anisomyarier scheinen sowohl nach den Untersuchungen BERNARDS über die Schloßentwicklung, wie auch nach ihrer inneren

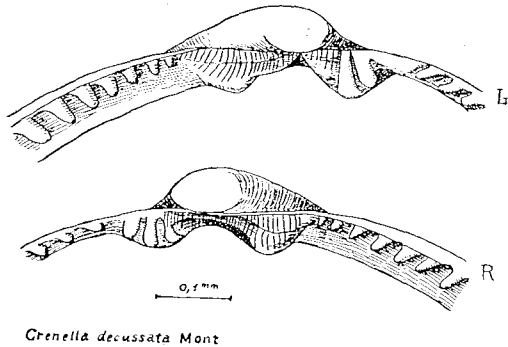


Fig. 79. *Crenella decussata* MONT., (n. BERNARD). L linke, R rechte Schalenklappe. Bei *Crenella* werden die vorderen Embryonalzähne zu funktionierenden, persistierenden Zähnen, da sie durch das epidermale Ligament nicht überwuchert werden.

Anatomie ziemlich nahe Beziehungen zu den Taxodonten zu zeigen. Ihre Schloßlosigkeit ist nicht primär. Am Prodissoconch wird das dem Schloß der Palaeoconchen homologe Embryonalschloß angelegt, wie bei den Taxodonten. In manchen Fällen persistiert dieses bis ins Alter, wird aber meist später reduziert. Das endgültige Schloß wird in genau der gleichen Weise in Form der langgestreckten Primitivlamellen angelegt, wie bei den Taxodonten. Während die Bildung der endgültigen Zähne aber bei den letzteren relativ rasch erfolgt — insbesondere bei den Nuculiden — tritt sie hier stark verzögert ein und wird schon frühzeitig gehemmt, so daß nur wenige Primitivlamellen entstehen. Die Anisomyarier repräsentieren somit eine Gruppe, die über das Embryonalstadium der Palaeoconchen zwar hinausschreiten, indem ein endgültiges Schloß vom Taxodontentypus angelegt wird. Im Gegensatz zu der hinsichtlich

des Schlosses aufsteigenden Entwicklung der Taxodonten erfolgt hier jedoch eine frühzeitige Entwicklungshemmung des Schlosses infolge der Ligamententwicklung.

Auf Grund dieser Tatsachen eine Entstehung der Anisomyarier aus Taxodonten anzunehmen, wie das BERNARD möchte, scheint mir nicht möglich; denn die Anisomyarier erscheinen gleichzeitig mit den Taxodonten, und zwar ebenfalls in großer Formenfülle. Der Grundtypus des endgültigen Lamellibranchierschlosses, der auch bei den Heterodonten wiederkehrt, ist eben der, daß die „Primitivlamellen“ entstehen. Dieser Grundtypus liegt beiden Gruppen zugrunde, aber er erleidet bei beiden Gruppen eine grundsätzlich verschiedene Weiterbildung. Es ist ja nicht das Stadium des taxodonten Schlosses, das die Anisomyarier durchmachen, sondern beiden Gruppen ist das Stadium der Primitivlamellen gemeinsam.

Bei den Heterodonten zeigt das Prodissoconchstadium die gleichen Verhältnisse wie bei den vorhergehenden Gruppen. Die erste Anlage des endgültigen Schlosses erfolgt ebenfalls wieder in der Form der typischen Primitivlamellen. Grundsätzlich verschieden ist die Art und Weise, wie die Weiterentwicklung von diesem Stadium aus erfolgt: Während die Taxodonten durch fortschreitende Vermehrung der Primitivlamellen das eine und die Anisomyarier durch Entwicklungshemmung nach Bildung der ersten Primitivlamellen das andere Extrem einer möglichen Weiterbildung darstellen, zeigen die Heterodonten gewissermaßen einen Mittelweg, indem nur eine bestimmte Anzahl von Primitivlamellen sich bildet, diese aber in der weiteren Entwicklung durch Verschmelzungen, Teilungen und Reduktionen sich zu den endgültigen verschiedenartig differenzierten Kardinal- und Lateralzähnen umbilden. Die Art und Weise, in der diese Umschmelzung und Differenzierung der Primitivlamellen erfolgt, ist offensichtlich nicht bei allen Heterodonten den gleichen Weg gegangen, sondern in etwas verschiedener Weise, so daß eine Zusammenfassung der zahlreichen Heterodontenfamilien zu wenigen Hauptgruppen möglich scheint; die Grundlagen hierfür sind vorläufig noch zu gering.

Die Desmodonten — exklusive der oben schon angeführten integripalliaten, palaeozoischen Formen — schließen an den Heterodontentyp an; das heterodonte Schloß hat bei ihnen eine mehr oder weniger starke Reduktion erfahren. Polyphyletische Entstehung der Desmodonten ist nicht unwahrscheinlich.

Zusammenfassend erkennen wir innerhalb der Gesamtheit der Lamellibranchier auf Grund der Schloßentwicklung vier Haupttypen, die sich grundsätzlich verschieden verhalten. Alle vier erscheinen gleichzeitig mit dem Untersilur in typischen Formen — die wenigen kambrischen Lamellibranchier sind vorläufig praktisch

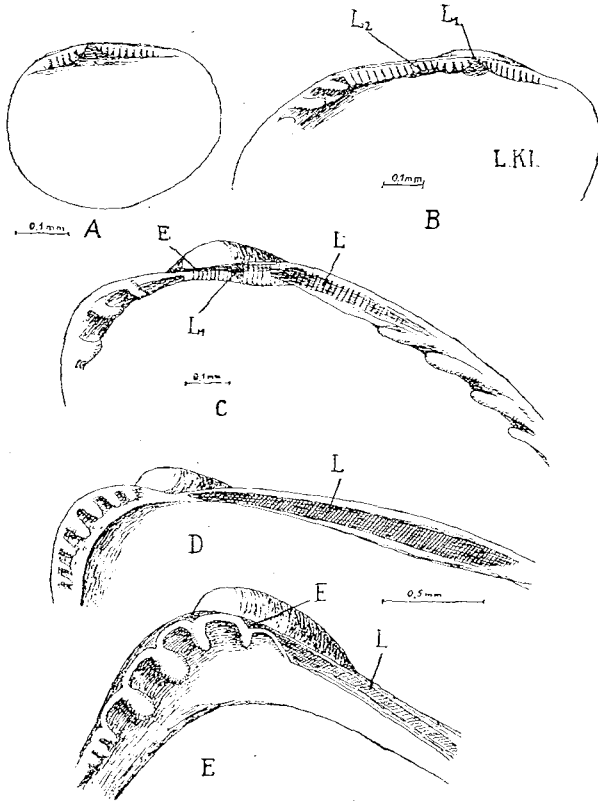


Fig. 80. Beispiel der Schloßentwicklung bei den Anisomyariern: *Mytilus edulis* L., rezent (n. BENARD). Stadien A, C, D, E rechte, Stadium B linke Schalenklappe  $L_1$  primäre Ligamentgrube,  $L_2$  sekundäre Ligamentgrube, L elastisches, E epidermales (unelastisches) Ligament. — Stad. A: Prodissoconch mit Embryonalzähnelung und primärer Ligamentgrube. Stad. B: Die Embryonalzähne haben sich nach hinten vermehrt. Die ersten definitiven Zähne treten in Form von Primitivlamellen — homolog denen der Taxodonten — auf. Eine sekundäre Ligamentgrube hat sich neben der primären entwickelt. Stad. C: Starkes Wachstum von  $L_2 = L$  führt zu teilweiser Überwucherung der Embryonalzähne und der definitiven Zähne. Außerdem haben sich die hinteren Primitivlamellen ventralwärts vermehrt, und verzögert treten solche auch vorn auf. Stad. D: Weiteres Wachstum des Ligaments führt zu einer vollständigen Überwucherung der Embryonalzähne und der hinteren Primitivlamellen, so daß nur noch die vorderen Primitivlamellen vorhanden sind. Stad. E: Weiteres Wachstum des Ligaments.



unbestimmbar —, Übergangsformen fehlen vollkommen. Der ancestrale Typus (bzw. in der Entwicklung stehen gebliebene Nachkommen desselben), wird durch die Palaeoconchen repräsentiert. Durch die Bildung eines endgültigen Schlosses am Dissoconch stehen die drei übrigen Gruppen auf einer höheren Entwicklungsstufe. Die erste Anlage der Primitivlamellen erfolgt bei allen drei

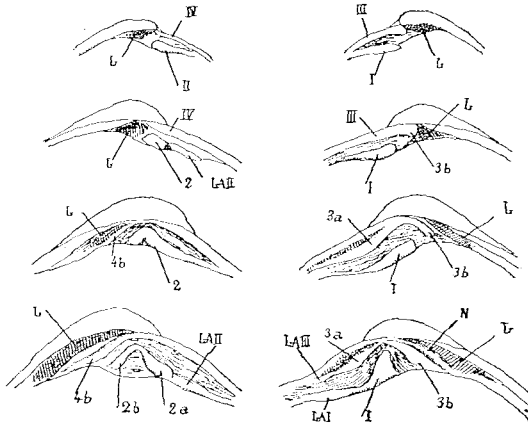


Fig. 81. Beispiel der Schloßentwicklung bei Heterodonten: *Cytherea Deshayesiana*, Miozän von Dax (n. BERNARD). — Linke Reihe = linke, rechte Reihe = rechte Schalenklappe. L Ligament, N Nymphenalleiste. — Größen: Die *Cyth. Deshayesiana* ist im 1. Stad. 0,5 mm, im 2. Stad. 0,8 mm, im 3. Stad. 1,2 mm und im 4. Stad. 1,5 mm groß. — Linke Klappe: 1. Stad.: In Form von Primitivlamellen sind die Zähne II und IV vorhanden. 2. Stad.: Primitivlamelle II teilt sich in Kardinalzahn 2 und Lateralzahn LAII. 3. Stad.: Kardinalzahn 2 beginnt sich zu teilen, Primitivlamelle IV breitet sich auf den Ventralrand des Ligaments aus. 4. Stad.: Kardinalzahn 2 ist in die beiden Kardinalzähne 2a und 2b geteilt, aus der Primitivlamelle IV ist der Kardinalzahn 4b hervorgegangen. — Rechte Klappe: 1. Stad.: In Form von Primitivlamellen sind die beiden Zähne I und III vorhanden. 2. Stad.: Von Primitivlamelle III beginnt sich der Kardinalzahn 3b abzutrennen. 3. Stad.: Der Kardinalzahn 3b ist deutlich abgetrennt, außerdem bildet sich ebenfalls aus III der zweite Kardinalzahn 3a. 4. Stad.: Kardinalzahn 3a und 3b sind deutlich, dazu kommt, gleichfalls aus III hervorgehend, der Lateralzahn LAIII.

Die Primitivlamelle I hat sich in Kardinalzahn I und Lateralzahn LAI geteilt.

in der gleichen Weise: sie sind somit Repräsentanten eines neuen, den embryonalen Palaeoconchen folgenden Grundtyps. Die Ausgestaltung dieses Grundtyps erfolgt aber auf drei grundsätzlich verschiedenen Wegen (da die Heterodonten vermutlich selber noch aufzuteilen sind, in Wirklichkeit wohl auf mehr als drei Wegen). Eine Zurückführung der drei Gruppen aufeinander ist sonach ausgeschlossen. Wir erkennen auch hier wieder am Anfang der Ent-

wicklung das typische Bild einer explosiven Entfaltung in verschiedene Baupläne, die in der weiteren Entwicklung starr beibehalten werden.

Das gleiche gilt für die Entfaltung der einzelnen Gruppen, so um eine, verhältnismäßig gut bekannte herauszugreifen, bei den Anisomyariern. Schon mit dem ersten Auftreten im Untersilur erscheint der Grundtypus in zwei Ausprägungen, die verschiedene Entwicklungstendenzen haben und nicht unmittelbar aufeinander zurückführbar sind, in den Aviculiden und den Mytiliden, an die vermutlich die Myaliniden und Modiolopsiden anzuschließen sind. Der Aviculidenstamm macht im Silur, insbesondere im Devon eine reiche Entfaltung durch, die zur Differenzierung des Stammes in Pinniden, Limiden und Pectiniden führt, Gruppen, die alle gleichzeitig nebeneinander auftreten. Ein dritter, vollkommen isolierter Anisomyarierstamm, der vorläufig weder an Aviculiden noch an Mytiliden angeschlossen werden kann, sind die unvermittelt im jüngeren Palaeozoikum auftretenden Ostreiden. Trotz mannigfacher Konvergenzbildungen gibt es keinerlei Übergangsglieder zwischen den einzelnen Anisomyarierstämmen.

#### D. Die Entwicklung der Cephalopoden<sup>4)</sup>

Im Gegensatz zu der allgemein üblichen Annahme, daß die Cephalopodenschale mit ihrer typischen Kammerung als Schwimmapparat entstanden sei, wird hier, wie schon kurz angedeutet, die Ansicht vertreten, daß die Cephalopodenschale erst sekundär zu dem hydrostatischen Apparat geworden ist, als welcher sie bei den Ammoniten zweifellos funktioniert, daß vielmehr die Cephalopoden primär, und zwar auch die primitiven Gehäusecephalopoden, benthonische Kriechformen gewesen sind. Da diese Auffassung grundlegend für das Verständnis der Cephalopodenentwicklung ist, ist eine kurze Begründung notwendig.

Daß die Vorfahren der Cephalopoden benthonische Kriechformen waren, ergibt sich aus ihrer Anatomie und Ontogenie. Denn der Trichter, sowohl wie die Arme sind dem Fuß der übrigen Mollusken homolog und werden als Fuß in der Ontogenie noch angelegt; erst im Verlauf der Ontogenie bilden sich diese typischen Cephalopodenmerkmale heraus. Noch bei dem primitiven *Nautilus* ist der Trichter nicht einheitlich, sondern besteht aus zwei zu einer Röhre zusammengelegten Lappen des ursprünglichen Fußes. Die erste Schalenanlage bei den Vorfahren war zweifellos — eine

andere Vorstellung ist unmöglich — als Schutz für den Weichkörper entstanden. Weder biologisch noch physiologisch ist es nun denkbar, daß dieses langsam kriechende Tier zu schwimmender Lebensweise übergegangen ist, den Kriechfuß zu einem hochdifferenzierten Schwimorgan umgebildet hat und dann durch die gekammerte Schale sekundär noch einen besonderen Schwimmpararat geschaffen hat, wo wir doch umgekehrt erkennen, daß wohl ausgebildete Schwimmformen unter den Cephalopoden ihre Schale rückbilden (*Belemnoidea* — *Sepioidea*), während der nur mangelhaft an nektonische Lebensweise angepaßte *Nautilus* diesen hydrostatischen Apparat behält. Gerade dieser Gegensatz von Belemnoideen und *Nautilus* läßt nur die Annahme zu, daß die Schale das primäre war, daß der Schalenauftrieb das Tier zu schwimmender Lebensweise zwang und erst sekundär sich der Körper auf die neuen Lebensverhältnisse umstellte, sich an die durch die Schale erzwungene Lebensweise „anpaßte“ und daß dann, sobald der Körper angepaßt war, die Beschädigungen ausgesetzte Schale als überflüssig rückgebildet wurde. Die Bildung der Luftkammern in der Schale bei den Ausgangsformen ist unmittelbar verständlich durch das Bedürfnis, der Schutzschale einen gewissen Auftrieb zu erteilen, so daß sie den Eingeweidesack nicht eindrückte; es ist eine andere Lösung des gleichen Problems, das bei den Gastropoden zur spiraligen Aufrollung der Schale führte.

Wenn der hydrostatische Apparat der Cephalopoden eben als solcher entstanden wäre, dann bliebe es unverständlich, daß dieser in der denkbar unzweckmäßigsten Form entstanden ist. Denn die primäre und primitive Form des Cephalopodengehäuses ist die gerade gestreckte Schale der Orthoceren und Endoceren. Infolge des Auftriebs durch die Luftkammern kann die Lage im Wasser nur eine senkrechte gewesen sein — Schale oben, Wohnkammer nach unten. — Vorhandensein eines Trichters vorausgesetzt, konnte jeder Versuch, durch Wasserausstoßen aus dem Trichter zu schwimmen, nur zu vertikaler Bewegung im Wasser führen. Diese Formen wären demnach in der Ortsbewegung fast vollkommen von Strömungen abhängig gewesen. Planktonische Formen dieser Größe gibt es nicht. Die Orthoceren besaßen zweifellos noch einen normalen Kriechfuß und waren benthonische Formen. Eine im Dienste nektonischer Lebensweise stehende Schale war aus dem gekammerten Orthocerengehäuse erst geworden, nachdem dasselbe eingerollt war oder die Luftkammern so stark beschwert waren, daß ein hori-

zontales Liegen im Wasser möglich war. Beide Umbildungstypen der Cephalopodenschale treten aber erst sekundär auf. Die Cephalopodenschale ist somit erst im Lauf der Entwicklung zu einem Schwimmapparat geworden.

Schließlich wäre noch anzuführen, daß es sich positiv erweisen läßt, daß die primitiven Cephalopoden benthonische Kriechformen waren: PRELL konnte dies eindeutig für die Phragmoceraten zeigen; KESSLER machte durch Untersuchungen der Haftmuskeleindrücke und des Annulus, sowie der Art der Septenbildung für zahlreiche Orthoceratiden und Nautiliden wahrscheinlich, daß es sich meist um Bodenbewohner mit nur geringem Schwimmvermögen handelt. Auch der rezente *Nautilus* ist ja eine vorwiegend benthonisch lebende Form\*).

Daraus folgt: die Cephalopodenschale ist nicht als hydrostatischer Apparat entstanden, sondern als Schutzschale, in der Weise, wie es oben schon kurz angedeutet wurde. Die primitiven Cephalopoden besaßen einen normalen Kriechfuß.

Ein zweiter Punkt, der für die Entwicklung der vorliegenden Gruppe von grundsätzlicher Bedeutung ist, ist die Frage nach der Anzahl der Kiemen. Man hat sich daran gewöhnt, den dibranchiaten die tetrabranchiaten Cephalopoden gegenüberzustellen; die letzteren sind in der Gegenwart durch *Nautilus* vertreten, doch werden die gesamten Nautiloideen und Ammonoideen mit in diese Gruppe eingeschlossen und damit wird ein scharfer Gegensatz geschaffen zwischen den Gehäusecephalopoden und den übrigen Formen. Dieser Gegensatz besteht zweifellos nicht zu Recht; denn, wie

\*) In diesem Zusammenhang sei auch noch auf die Schalenfärbung bei Orthoceren, Phragmoceren und Cyrtoceren hingewiesen (Zusammenstellung der Daten bei A. F. FOERSTE, The color patterns of fossil Cephalopods and Brachiopods, with notes on Gasteropods and Pelecypods, Contrib. from the Mus. of Pal. Univ. of Michigan, Vol. III, 1930). Die Schalenfärbung bei diesen primitiven Gehäusecephalopoden zeigt nämlich den gleichen Typus, wie er charakteristisch für benthonisch lebende Schalensträger ist und bei solchen immer wiederkehrt (*Nautilus*, *Conus*, *Mitra* usw.), während bei pelagisch lebenden Schalensträgern gar keine oder höchstens eine einfache, schwache, diffuse Färbung vorhanden ist. Auch die pelagisch gewordenen Ammoniten zeigen ja keine Schalenfärbung mehr. Der von SCHINDEWOLF (Palaeont. Zeitschr. Bd. 10, 1928) beschriebene *Amaltheus costatus* ist ja, wie POMPECKJ richtig betonte, nicht als gefärbt zu betrachten. Aber selbst wenn man die Deutung von SCHINDEWOLF als zutreffend anerkennen und Färbung annehmen wollte, so wäre es doch ein Farbtypus, der mit dem der Orthoceren in keiner Weise vergleichbar ist.

schon v. JHERING und GROBBEN betonten, ist die Zweikiemigkeit für die Cephalopoden das normale und ursprüngliche, wie bei sämtlichen andern Mollusken. Die Vierkiemigkeit des *Nautilus* ist ein sekundäres, aberrantes Verhalten, das vermutlich auf den engeren Verwandtschaftskreis von *Nautilus* beschränkt ist, aber nicht ohne weiteres auf die primitiveren Gehäusecephalopoden übertragen werden darf.

Eine Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse bei den Cephalopoden auf dieser Basis ergibt ein wesentlich klareres Bild.

Mit zwei großen Gruppen treten die Cephalopoden im älteren Paläozoikum nebeneinander auf, den Holochoaniten (Endoceren) und den Orthochoaniten (Orthoceren). Die zahlreichen Versuche, Orthochoaniten von Holochoaniten abzuleiten (z. B. POMPECKJ) oder umgekehrt (z. B. SCHINDEWOLF) lassen vorläufig alle unbefriedigt. Der Vergleich des Gehäusetypus in den beiden Gruppen zeigt grundlegende Unterschiede von Anfang an. Während bei den Holochoaniten eine vollständige Lösung des Eingeweidesacks aus der kegelförmigen Anfangsschale nicht erfolgt, vielmehr Luftkammern nur seitlich abgeschieden werden, zieht sich bei den Orthochoaniten der Eingeweidesack vollkommen aus den Anfangsteilen der Schale zurück, die abgekammert werden. Wenn die Holochoaniten so gewissermaßen dem Gastropodentypus entsprechen, so entsprechen die Orthochoaniten dem Hyolithentypus. Gemeinsam beiden — im Gegensatz zu den anderen Mollusken — ist einzig die Fähigkeit Luftkammern abzugliedern. Im Verlauf des Größenwachstums zieht sich bei den Holochoaniten der Eingeweidesack aus dem mehr und mehr sich in die Länge streckenden Siphon zurück, und zwar unter gleichzeitiger Kalkabsonderung vom Mantel-epithel aus, so daß der Siphon funktionslos wird und eine Regulierung des Gasgehalts der älteren Luftkammern unmöglich ist. Der holochoanide Bautypus ist infolgedessen nicht weiter umbildungsfähig. Die Holochoaniten erlöschen nach einer raschen Entfaltung im Ordoviciun vollkommen. Die vollständige Loslösung des Eingeweidesacks von den Luftkammern bei den Orthochoaniten führt korrelativ zu der Bildung des Siphonalstrangs zur Regulierung des Gasgehalts in den Luftkammern. Auch bei fortschreitendem Wachstum werden hier daher die älteren Luftkammern nicht funktionslos, sondern stehen immer noch in unmittelbarer Verbindung mit dem Weichkörper. Der Siphon der Holochoaniten entspricht somit dem Eingeweidesack der Gastropoden

und ist nicht homolog dem Siphon der Orthochoaniten, der nie dem Eingeweidesack selber entsprach, sondern nur eine Organbildung vom Mantel aus darstellt. Eine unmittelbare Zurückführung aufeinander ist demnach ausgeschlossen. Beide stehen selbständig nebeneinander. Die von SCHINDEWOLF und TEICHERT gleichzeitig ausgesprochene Annahme, daß man mit einer polyphyletischen Entstehung der Cephalopoden rechnen müßte, kann unter diesen Gesichtspunkten nur bestätigt werden. Da sämtliche übrigen Cephalopoden den gleichen Schalenbauplan wie die Orthochoaniten zeigen, sind die Holochoaniten als selbständige Gruppe den gesamten übrigen Cephalopoden gegenüberzustellen, bzw. aus der Klasse der Cephalopoden auszuscheiden.

Holochoaniten und Orthochoaniten waren zweifellos benthonische Kriechformen mit noch wohl entwickeltem, wahrscheinlich gastropodenähnlichem Kriechfuß, d. h. ohne Trichter und Tentakeln (vgl. KESSLER). Während die Holochoaniten als fehlgeschlagene Anpassung rasch verschwinden, machen die Orthochoaniten eine reiche Entwicklung durch, die in ihren ersten Phasen durchaus von dem Widerstreit beherrscht wird, der darin liegt, daß einerseits der Schalenauftrieb eine schwimmende Lebensweise vorschreibt, andererseits weder der Weichkörper noch die Schalenform eine schwimmende Lebensweise zuläßt.

Schon innerhalb der Orthochoaniten selber zeigt sich die Tendenz, durch Kalkausscheidungen im Siphon die Schale zu beschweren und damit dem Auftrieb zu begegnen. Sehr eigenartig ist der Weg, den die Ascoceraten einschlagen: mit fortschreitendem Wachstum wird infolge Vermehrung der Luftkammern der Auftrieb immer stärker; diese werden daher abgestoßen und es bilden sich sekundär in der Wohnkammer wenige, neue Luftkammern aus. Dieser Anpassungsversuch führt nicht weiter; die Ascoceraten erlöschen rasch. Innerhalb der Phragmoceraten wird dem Auftrieb dadurch begegnet, daß die Kammerwände sehr dicht aufeinander folgen, die Kammern also nur klein werden und daß — wie PRELL wahrscheinlich machen konnte — analog wie unter den Gastropoden bei den Cypraeen die Schale durch sekundäres Umwachsenwerden durch den Mantel von außen, durch Kalkablagerung verdickt und beschwert wurde. Phragmoceren- und Ascocerentypus stehen vermutlich der Organisation des Weichkörpers zufolge auf der gleichen Entwicklungsstufe wie die Orthoceren, d. h. es bestand noch ein normaler Kriechfuß. Für die mit

stark verengter Mündung versehenen Phragmoceren ist eine andere Annahme gar nicht möglich.

Die Umbildungstendenz der besprochenen Formen ist bedingt dadurch, daß entgegen dem Schalenauftrieb ein Festhalten der benthonischen Lebensweise versucht wird. Dieser Versuch erfolgt auf drei Wegen: Cyrtocoaniten (Kalkablagerung im Siphon), Ascoeraten, Phragmoceraten. Diese drei Gruppen stehen selbständig nebeneinander; mit den höheren und eigentlichen Cephalopoden i. e. S. ist wohl nur die gekammerte Schale und deren Aufbau gemeinsam. Eine Umbildung des Weichkörpers zum Typus der Cephalopoden konnte erst bei den Formen erfolgen, bei denen infolge des Schalenauftriebs Anpassung an schwimmende Lebensweise erfolgte, so daß der Kriechfuß als solcher funktionslos wurde und zum Trichter und den Armen umgewandelt werden konnte.

Eine Anpassung an schwimmende Lebensweise konnte von der Orthocerenschale prinzipiell auf zwei Wegen erfolgen: entweder durch Beschwerung der Schale am apikalen Ende, so daß horizontales Liegen im Wasser möglich wurde — das ist nur möglich durch Kalkanlagerung an die Schale von außen, bzw. durch Umwachsen der Schale durch den Mantel — oder aber durch Einrollung der Schale und damit Bildung einer Schwimmform.

Beide Wege werden eingeschlagen und erweisen sich als gangbar.

Die Nautiliden unterscheiden sich von den Orthoceren im Prinzip nur durch die Schaleneinrollung; der Bau der nach vorn konkaven Septenwände und die Lage der Siphons bleiben dieselbe. Die Nautiliden stellen damit die einfachste Möglichkeit dar, das Orthoceregehäuse zu einer Schwimmform umzugestalten. Das Festhalten der orthoceroiden Septenwände bedingt es jedoch — wie M. SCHMIDT überzeugend darlegte —, daß, wenn das Gewicht für schwebende Stellung vollkommen ausgeglichen ist, ein Emporsteigen nur durch Kontraktion des hinteren Muskelbandes im Mantel erreicht werden kann. Während Erschlaffung dieses Muskelbandes zum Absinken führt. Der Nautilidenbauplan führt damit trotz dem Schalenauftrieb zu einer nur bedingt nektonischen Lebensweise, wie ja auch KESSLER für zahlreiche Nautiliden nur geringe Schwimmfähigkeit nachweisen konnte. Dem entspricht es auch, daß die Trichterbildung auf relativ primitivem Entwicklungsstadium stehen blieb.

Gegenüber den Nautiliden zeigen die Ammonoideen eine wesentlich stärkere Umstellung, indem die Septenwände nach vorn

konvex sind. Wenn schon die erste Anlage dieser anderen Krümmung der Septenwand nur die Folge einer intensiveren Umstellung auf nektonische Lebensweise sein kann — stärkere Gasentwicklung und damit Ausbuchtung der hinteren Mantelwand nach vorn —, so bedingt eben diese Konvexität, wie gleichfalls M. SCHMIDT zeigte, daß umgekehrt wie bei den Nautiliden, Aufsteigen durch Erschlaffen und Absinken durch Kontraktion des hinteren Muskelbandes veranlaßt wird, also wesentlich günstigere Verhältnisse für nektonische Lebensweise vorliegen. Die Entwicklung der Ammonoideen ist dementsprechend eine wesentlich

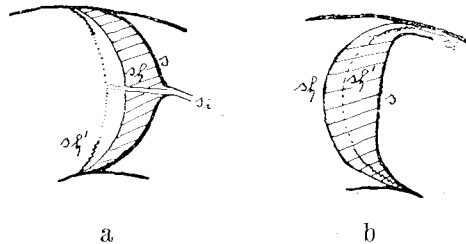


Fig. 82. Wirkung der Septalmuskulatur bei Nautiloideen und Ammonoideen (n. SCHMIDT). a Nautiloid; b Ammonoid. — Schraffiert: praeseptaler Gashohlraum im Zustand der erschlafften Septalmuskulatur, s Septum, sz Siphon, sh Septalhaut im Zustand der erschlafften, sh' im Zustand der kontrahierten Septalmuskeln.

reichere als bei den Nautiliden. Bei der rein nektonischen Lebensweise ist damit zu rechnen, daß die Umbildung des Fußes eine wesentlich durchgreifendere war, als bei den Nautiliden. Vor allem dürfte der Trichter zu einer einheitlichen Röhre verwachsen gewesen sein. Über die Ausbildung der Arme ist nichts bekannt. Eine Übertragung der Befunde an *Nautilus* auf die Ammonoideen ist unzulässig.

Nautiliden und Ammonoideen stehen, ohne durch Übergangsformen miteinander verbunden zu sein, selbständig und von Anfang an getrennt nebeneinander. Es ist wahrscheinlich, daß beide Gruppen unabhängig voneinander sich aus Orthoceren entwickelt haben.

Die dritte Gruppe höherer Cephalopoden, die Decapoden, haben die Anpassung an schwimmende Lebensweise auf dem zweiten Weg erreicht, nämlich durch Umwachsung des gerade gestreckten Orthocerengehäuses. Die Aulacoceratiden und Belemnoiden zeigen deutlich den Weg. Die endgültige Folge war die, daß die Schale schließlich mehr und mehr reduziert wurde.



Sehr umstritten, aber von grundsätzlicher Bedeutung ist die Stellung der Octopoden. Eine Reihe tiefgreifender Organisationsunterschiede gegenüber den Dekapoden läßt einen unmittelbaren Vergleich nicht zu. Wichtig ist die Frage der Schale. Wenn vielfach das Vorhandensein von Rudimenten einer inneren Schale angegeben wird, so z. B. von NAEF, so müßte man einen den Decapoden entsprechenden Entwicklungsgang annehmen, ohne daß damit unmittelbare Verwandtschaft mit diesen behauptet werden soll. Auf der andern Seite wird das Vorhandensein einer inneren Schale auch von zoologischer Seite aus vielfach bestritten und die Einwände dagegen, die STEINMANN aufführte, sind durchaus stichhaltig. In diesem Falle bliebe nur die Annahme, daß die Octopoden primär schalenlos waren oder aber, daß sie, den Nautiliden und Ammonoideen ähnlich, eine äußere Schale besaßen, die abgeworfen wurde. Primäre Schalenlosigkeit ist von vornherein auszuschließen; schon aus dem Grunde, weil die Fähigkeit eine Schale hervorzubringen eine sämtlichen Mollusken zukommende Grundeigenschaft ist, von der auch die Octopoden keine Ausnahme machen, wie das Vorhandensein eines Mantels und einer die Kiemen umschließenden Mantelhöhle eindeutig beweist. Die Bildung dieser Merkmale steht ja in innerer Korrelation mit der Bildung der Schale und ist unmittelbare Folge davon. Außerdem deutet die Umbildung des Kriechfußes zu einem Trichter und zu Fangarmen bei den in der Gegenwart hauptsächlich benthonisch lebenden Octopoden darauf hin, daß bei ihren Vorfahren eine Schwebeschale vorhanden war. Da in der Ausbildung des Weichkörpers grundlegende Unterschiede gegenüber den Nautiloideen vorliegen, hat die STEINMANNsche Annahme von Beziehungen zu den Ammonoideen manches für sich. Bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist es, daß den Nautiliden und den Decapoden — also den beiden Gruppen, deren Schalenbau unmittelbar an die Orthocerenschale anschließt — eine Trichterklappe zukommt, während sie den Octopoden abgeht. Das bedeutet, daß bei Nautiloideen und Decapoden der Ausweg des Wassers aus der Mantelhöhle durch den Trichter verschlossen werden kann, während bei den Octopoden automatisch nur dieser Weg möglich ist, mit andern Worten war bei den Vorfahren der Octopoden der Trichterrückstoß von viel mehr grundsätzlicher Bedeutung; die nektonische Lebensweise war hier viel ausgeprägter und einseitiger. Auch das spricht eher für Verwandtschaft mit Ammonoideen als für eine solche mit Decapoden. Ehe eine endgültige Entscheidung möglich

ist, bleiben jedoch noch diesbezügliche Untersuchungen über die rezenten Octopoden und über die Ammonoideen abzuwarten.

Wir erkennen somit:

1. Der Grundtypus der Cephalopoden tritt von vornherein mit zwei prinzipiell verschiedenen Schalenbauplänen auf, dem holochoaniden und dem orthochoaniden, die keine unmittelbaren Beziehungen zueinander besitzen.

2. Entwicklungsfähigkeit besitzen nur die Orthochoaniten, während die Holochoaniten als fehlgeschlagene Anpassung rasch erlöschen.

3. Die primär benthonischen Orthochoaniten zeigen schon im Obersilur eine explosive Aufspaltung in zahlreiche, sprunghaft nebeneinander auftretende Anpassungstypen, nämlich die Cyrtochaniten, die Phragmoceraten, die Ascoceraten, die Nautiliden, die Ammonoideen und die orthogenetische zu den Belemnoideen-Decapoden führende Weiterbildung.

4. Diese sechs Gruppen stehen somit als vollkommen gleichwertig nebeneinander und der ancestralen primitiven Gruppe der Orthoceren gegenüber. Die Unterschiede liegen vor allem in der verschiedenen Entwicklungsfähigkeit.

5. Die an der benthonischen Anpassung festhaltenden Gruppen erlöschen rasch, als wenig anpassungsfähig, während die dem Schalenauftrieb folgenden nektonischen Anpassungstypen sich reich entfalten.

6. Je weiter die Anpassung des Weichkörpers an schwimmende Lebensweise fortgeschritten ist, desto mehr wird die vorher den Körper tragende Schwimmschale überflüssig und unterliegt daher der Rückbildung (Orthoceren—Belemnoideen—Decapoden, Ammonoideen—Octopoden?). Bei den im Weichkörper nur wenig angepassten Nautiloideen bleibt die Schale erhalten.

7. Die Selbständigkeit der drei Gruppen Nautiliden, Decapoden und Octopoden wird auch durch die Organisation des Weichkörpers und vor allem durch die jeweils in verschiedener Weise durchgeführte Umbildung des ursprünglichen Kriechfußes bestätigt.

#### e) Zusammenfassung

Sämtliche vier, im vorhergehenden kurz skizzierten Beispiele zeigen den gleichen Modus des Entwicklungsablaufs, wie er oben festgestellt wurde. Klar und eindeutig zeigt sich der *Cyclus* mit seinen beiden Phasen, einer ersten explosiven Aufspaltung in verschiedene, nebeneinander auftretende Bauplantypen und einer

zweiten, in der diese — entsprechend ihrer Anpassungsfähigkeit — sich weiterbilden.

Dieses Ergebnis erlaubt uns, diesem Modus des Entwicklungsablaufs Allgemeingültigkeit für die gesamte Entwicklung innerhalb des Tierreichs zuzuerkennen.

### Anmerkungen

<sup>1)</sup> Hierzu wäre vor allem zu vergleichen:

1. Arthropoda, Bd. 4 des Handbuchs der Morphologie der wirbellosen Tiere, 3. Aufl., Jena 1921, Her. v. A. LANG.
2. HANDLIRSCH, A., Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1908.
3. POMPECKJ, J. F., *Gigantostraca* und *Scorpionida*. Paläont. Zeitschr. Bd. 5, 1923.
4. PRUVOST, P., La faune continentale du terrain houiller du nord de la France. Mém. pour servir à l'expl. de la carte géol. détaillée de la France. Paris 1919.
5. STEINMANN, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig 1908.
6. VERSLUYS, J., Die Abstammung und Differenzierung der Gigantostraken. Paläont. Zeitschr. Bd. 5, 1923.
7. WALCOTT, CH. D., *Middle cambrian Merostomata*. *Cambr. Geol. and Pal.* II, Nr. 2, *Smithson. Miscell. Coll.* Vol. 57, Washington 1911.
8. — *Middle cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata*. *Ibidem* Nr. 6, 1912.

<sup>2)</sup> Zur allgemeinen Orientierung sei nur auf die zusammenfassenden Darstellungen von GROBBEN (zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken, Sitz. Ber. d. K. Akad. d. Wiss. Math. nat. Kl. Bd. 103, 1894), von K. HESCHELER (Mollusca in Lehrbuch d. vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere v. A. LANG, Jena 1900) und ZITTEL-BROILLI, Grundzüge d. Paläontologie, Bd. I, Invertebrata, hingewiesen. Weitere Literaturhinweise und Unterlagen sind in diesen Zusammenstellungen angegeben.

<sup>3)</sup> Auf eine Durchführung im einzelnen mußte in diesem Zusammenhang verzichtet werden. Es sei auf folgende, die unmittelbaren Unterlagen darstellenden Arbeiten verwiesen, sowie auf die Darstellung bei HESCHELER und ZITTEL-BROILLI (Anm. 2). Für mancherlei Hinweise und bereitwillige Unterstützung hinsichtlich der Lamellibranchier bin ich Herrn Dr. LEBKÜCHNER zu Dank verpflichtet.

1. BERNARD, FEL., Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches, II. Hétérodontes et Desmodontes = Eulamellibranches. *Bull. d. l. soc. géol. d. France*, sér. 3, Bd. 23, 1895.  
Deuxième note, III, Taxodontes. *Ibidem* Bd. 24, 1896.  
Troisième note, IV, Anisomyaires. *Ibidem*, Bd. 24, 1896.
2. FRECH, FR., Die devonischen Aviculiden Deutschlands. Ein Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Zweischaler. *Abh. z. geol. Spezialk. Preußens und d. Thüring. Staaten*. Bd. 9, Berlin 1891.
3. FRECH, Referat über die unter 1. zitierten Arbeiten von BERNARD. *N. Jahrb. f. Min. usf.* 1899, II, pag. 163.
4. GROBBEN, K., Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken, siehe Anm. 2.
5. NEUMAYR, M., Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. *Denkschr. d. Kais. Ak. d. Wiss. Wien, Math. nat. Kl.* Bd. 58. 1891.

6. ODHNER, NILS, Morphologische und phylogenetische Untersuchungen über die Nephridien der Lamellibranchier. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 100, Leipzig 1912.
7. PELESENER, P., Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. d. Biologie, Bd. XI, Paris 1891.
8. SCHÄFLE, L., Über Lias- und Doggeraustern. Geol. und pal. Abh. N. F. Bd. 17, Jena 1929.
9. STAESCHE, K., Die Pectiniden des Schwäbischen Jura. Ibidem, Bd. 15, 1925.

4) Auch hinsichtlich der Cephalopoden konnte es sich naturgemäß nur um eine gedrängte Herausarbeitung der Hauptzüge handeln; auf ausführliche Darlegung und Begründung der in manchem von der üblichen Auffassung abweichenden Ansichten mußte daher verzichtet werden. Dementsprechend sind die folgenden Literaturnachweise auch auf wenige Arbeiten prinzipiellen Inhalts und vor allem neueren Datums beschränkt. Verfasser hofft, auf diese interessanten Fragen in anderem Zusammenhang noch ausführlicher zurückkommen zu können.

1. DACQUÉ, E., Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921.
2. GRABAU, A. W., Ordovician fossils from North China. Palaeontol. Sinica, Ser. B. Bd. 1, Peking 1922.
3. GROBBEN, 1894, siehe Anm. 2.
4. HOLM, GERH., Über die innere Organisation einiger silurischer Cephalopoden. Paläont. Abh. Bd. 3, Berlin 1885.
5. KESSLER, P., Beiträge zur Kenntnis der Organisation der fossilen Gehäusecephalopoden. II. Die phyletische Entwicklung des Haftmuskels. Zentralbl. f. Min. usf. 1923.
6. — Über Nautiloideen mit unfertigen Septen. Paläontol. Zeitschr. Bd. 7, 1925.
7. NAEF, A., Über Bau und Lebensweise der tetrabranchiaten Cephalopoden. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. Bd. 66, 1921.
8. — Die Cephalopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 35, Berlin 1921.
9. — Die fossilen Tintenfische. Jena 1922.
10. PFAFF, E., Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Sutarlinie. 4. Jahresber. d. Niedersächs. Geol. Ver. Hannover 1911.
11. POMPECKJ, J. F., Diskussionsbemerkung zu SCHINDEWOLF, über *Volborthella*. Paläont. Zeitschr. Bd. 10, 1928.
12. PRELL, H., Die biologische Bedeutung der Mündungsverengung bei *Phragmoceras*. Zentralbl. f. Min. usf. 1921.
13. SCHINDEWOLF, O. H., Über *Volborthella tenuis* SCHM. und die Stammesgeschichte der ältesten Cephalopoden. Paläont. Zeitschr. Bd. 10, 1928.
14. — Zur Systematik und Stammesgeschichte der ältesten Cephalopoden. Zeitschr. f. Geschieforsch. Bd. 5, 1929.
15. SCHMIDT, MART., Ammonitenstudien. Fortschr. d. Geol. und Paläont. Her. von SOERGEL, Heft 10, Berlin 1925.
16. STEINMANN, G., Beiträge zur Stammesgeschichte der Cephalopoden, I. *Argonauta* und die Ammoniten. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 36, Berlin 1925.
17. TEICHERT, C., Zur Systematik und Entwicklungsgeschichte der ältesten Cephalopoden. Zeitschr. f. Geschieforsch. Bd. 5, 1929.
18. TROEDSSON, G. F., On the middle and upper Ordovician faunas of northern Greenland, I. Cephalopoda. Meddel. om Groenland, Bd. 71, 1927.

## III. Teil

**Theoretische Diskussion der Ergebnisse****A. Explosive Entwicklung****1. Sprunghafte Typenneubildung**

Zoologie und Botanik arbeiten mit lebenden Organismen innerhalb der kurzen Zeitspanne der Gegenwart. Entwicklung, Stammesgeschichte ist von hier aus naturgemäß nicht zu erkennen; das System, bzw. richtiger die demselben zugrunde liegenden morphologisch-anatomischen Ähnlichkeiten, aus denen durch Abstraktion die systematischen Kategorien gewonnen werden, sind die einzigen Grundlagen zu einer Konstruktion der Verwandtschaftsverhältnisse: Stammesgeschichte ist hier sonach einzig Projektion eines augenblicklichen Zustands zurück in die Vergangenheit. An dieser Feststellung wird auch dadurch nichts geändert, daß die Ähnlichkeiten nicht allein das adulte Lebensstadium, sondern den gesamten Individualzyklus vom Ei bis zum Tode umfassen. Neben der Artkonstanz lassen die einzelnen Organismen individuelle Abänderungen beobachten, die Variabilität, teils durch äußere Einflüsse, teils durch Eigengesetzlichkeit und die Zweigeschlechtigkeit bedingt. Die Variabilität ist normalerweise fluktuierend und zeigt nur kleinste Abweichungen. Eine Descendenzlehre auf dieser Basis konnte nur mit Summierung kleinster Abänderungen in langen Zeiträumen rechnen; jede weitere Annahme würde über die Beobachtungsgrundlagen hinausgreifen. Da die Descendenztheorie von der Biologie ausging, zu einer Zeit, da eine Paläontologie noch nicht bestand, mußte diese Art der Anschauung ihr Grundprinzip darstellen. Daß jedoch in Wirklichkeit eine Stammesgeschichte auf dieser Basis vollkommen unmöglich ist, so gut, wie eine Staatengeschichte durch Rückwärtsprojektion aus einem augenblicklichen Stadium ausgeschlossen ist, wurde lange nicht erkannt.

In glücklicherer Lage ist die Paläontologie; ihr steht das historische Material geologischer Zeiträume zur Verfügung. Sie kann den Ablauf der Entwicklung unmittelbar ablesen. Zahlreiche Stammreihen sind denn auch bekannt geworden und wurden eingehend diskutiert und beschrieben. NEUMAYR und WAAGEN und KOWALEWSKY stehen am Anfang dieser Entwicklung. Was all diese Stammreihen zeigten, war eine scheinbare Bestätigung der theoretischen Vorstellungen aus der Biologie: eine ganz allmähliche

Änderung, eine Summierung kleinster Einzelwerte. Nur verständlich ist es, wenn diese „Erfahrungstatsache“ der Paläontologie zu einer Festigung der theoretischen Annahme führte, daß alle organische Entwicklung langsam und allmählich vor sich gehe, daß diese Annahme zum Dogma erhärtet wurde, gleichgültig ob man mit DARWIN Summierung kleinster Selektionswerte oder mit LAMARCK — wie vor allem in der Paläontologie — Umbildung durch allmähliche Anpassung annahm.

Die Bestätigung der Theorie durch die Paläontologie war aber nur eine scheinbare. Es darf nicht vergessen werden, daß die Paläontologie nicht als selbständige Wissenschaft groß geworden ist, sondern nur als Anhängsel an die Geologie und Biologie. Die Einführung der Descendenzlehre in die Paläontologie geschah in unmittelbarer Abhängigkeit von der Biologie. NEUMAYR und KOWALEWSKY waren begeisterte Anhänger der DARWINSchen Lehre. Die Paläontologie sah in ihr Material hinein, was die Biologie vorschrieb; und eventuelle Unstimmigkeiten wurden durch die „Lücken der Überlieferung“ beseitigt.

Auch heute noch wird — in enger Anlehnung an die Anschauungen der Biologie — in der Paläontologie vielfach die Tatsache einer explosiven Aufspaltung, einer sprunghaften Typenneubildung abgelehnt. So schreibt — um nur einige Beispiele herauszugreifen — POMPECKJ über das explosive Aufspalten der Holochoaniten, Orthochoaniten und Cyrtchoaniten im Untersilur: „Explosiv wird es darum geheißen, weil man, wie in vielen analogen Fällen, sich nicht bemüht, eine natürliche ungezwungene Erklärung für das scheinbar sehr unvermittelte, plötzliche Auftreten zu suchen“. Denn „nicht in den vom terrigenen Detritus ausgefüllten kambrischen Meeresräumen in S und SO des alten Pfeilerstücks Fennoskandia, auch nicht im kambrischen Westmeere Nordamerikas . . . hat sich die kambrische Vorgeschichte der silurischen Nautiloideen abgespielt. Sehr viel wahrscheinlicher ist es, daß Meere in der nördlichen bis westlichen Umrahmung des alten nordatlantischen Landes . . . die eigentlichen Wohngebiete der kambrischen Nautiloideen waren“ — diese aber kennen wir charakteristischerweise, wie überall in solchen Fällen, nicht. So baut auch in ähnlicher Weise PFEFFER seine Untersuchung über die Kreide-Tertiärgrenze auf der Vorstellung auf, daß dem Fehlen von Übergangsformen am Anfang der Plazentalier eine zeitliche Lücke in der Überlieferung zugrunde liege; der in Frage

stehende Zeitabschnitt war eben eine allgemeine Festlandsperiode, so daß die Fossilisationsmöglichkeiten für die primitiven Plazentalier dieser Zeit denkbar ungünstig waren. Aber sollte nicht trotzdem *der Zufall* wenigstens einmal Plazentalierreste aus dieser hypothetischen Zeitspanne überliefert haben? Auch die tertiären Säuger sind doch größtenteils Landbewohner und stammen aus terrestrischen Ablagerungen, ohne daß in der Entwicklung dieser Stammreihen so riesige Lücken beobachtbar sind. Von im Prinzip ähnlichen Voraussetzungen ausgehend, faßt STEINMANN seine Auffassung dahin zusammen, daß eine „solch explosive Entwicklung, die durch Reichtum und Mannigfaltigkeit neuer Merkmale und Formen aus dem Rahmen der sonst angenommenen langsamen und schrittweisen Umbildung herausfällt, wirklich in einer kleineren oder größeren Stammreihe mit Sicherheit festgestellt“ sei, sei seines „Wissens nicht der Fall“.

Demgegenüber spricht HENNIG ausdrücklich von der „jugendlichen Plastizität eines neu aufstrebenden Zweiges“, die „fast jedes Individuum zur eigenen Art, wenn nicht Gattung stempelt. . . . Nahe der Wurzel streben die Einzelstämme stürmisch auseinander, um dann ohne einen zentralen Hauptstamm nebeneinander her durch die Zeiten sich weiter zu bilden. . . Fast stets, wenn ein neues Prinzip des Körperbaues gefunden ist, sehen wir die gleichen Erscheinungen wiederkehren, der wir ja als explosive Entfaltung schon in anderem Zusammenhang gedacht“.

Wie verhalten sich dazu die paläontologischen Befunde? Erlauben sie tatsächlich, die Annahme einer plötzlich explosiven Entfaltung, die aus dem Rahmen der langsamen Weiterbildung herausfällt, wie das in den vorhergehenden Kapiteln an zahlreichen Beispielen aufgezeigt ist und wie das auch HENNIG charakterisiert? Oder handelt es sich nur um eine Fälschung des wirklichen Ablaufs infolge der Lückenhaftigkeit der Überlieferung?

Bei aller Anerkennung der Lückenhaftigkeit der Überlieferung scheint es mir doch, als ob wir heute längst nicht mehr die gleiche Berechtigung wie DARWIN haben, alle Unstimmigkeiten durch dieses Prinzip zu erklären, als ob die Hypothese einer gleichmäßig langsamen Entwicklung zur unbedingten Voraussetzung geworden sei, die im Notfall eben durch die Hilfhypothese von der Lückenhaftigkeit gestützt wird. Weshalb sollte die Überlieferung überall da von einer auffallenden Vollständigkeit sein, wo die vorhandenen Bauplantypen sich weiterbilden? während überall da, wo die Wurzeln

sind, wo die verschiedenen Typen auseinander hervorgehen, die Überlieferung so lückenhaft ist, daß keine einzige von den vielen postulierten Zwischenformen fossil geworden ist? Es ist mehr als bloß Zufall, wenn die allmähliche Weiterbildung der einzelnen Dekapodengruppen klar verfolgbar ist, aber keine einzige Form je gefunden wurde, die zwischen ihnen vermittelt. Wenn die durch die verschiedenen Wirbeltypen charakterisierten Stegocephalengruppen und Reptilien bis zu ihrem ersten Auftreten in zwar primitiven Formen, aber doch deutlich getrennt verfolgbar sind, aber trotz der nunmehr recht gut bekannten Tetrapodenfauna des Karbon und des Unterperm kein einziges Bindeglied bekannt geworden ist. Die Beispiele ließen sich beliebig vermehren; es genügt der Hinweis auf die vorhergehenden Kapitel. Jedem unvoreingenommenen Blick fällt der scharfe Gegensatz auf, der ausnahmslos und überall zwischen der explosiven Aufspaltung auf der einen Seite und der allmählichen Weiterbildung auf der andern Seite besteht.

Der paläontologische Befund läßt eine andere Annahme, als die der explosiven Aufspaltung, nur unter Zuhilfenahme von Hilfshypothesen zu. Er zeigt eindeutig, daß diese sprunghaft erfolgt ist.

Dieser Tatsachenbestand wird in positiver Weise bestätigt durch die logische Unmöglichkeit einer anderen Annahme. Die verschiedenen Stammreihen innerhalb einer Klasse oder jeder sonstigen systematischen Kategorie konvergieren nach der Wurzel zu; dieses Konvergieren ist aber nur dadurch bedingt, daß die Vertreter der einzelnen Stammreihen nach der Wurzel zu immer primitiver werden, d. h. also dem idealen, konstruierten Grundtypus ähnlicher werden; auf der anderen Seite ist der Anpassungstypus in jeder Stammreihe bis zu ihren ersten Anfängen unveränderlich, so daß in dieser Hinsicht ein Konvergieren nicht stattfand. Man hat sich daran gewöhnt, dieses Konvergieren in den Vordergrund zu stellen und dementsprechend die Stammreihen hypothetisch nach rückwärts zu verlängern bis zum Schnittpunkt. Dieser bedeutet dann die gedachte Stammform. Diese darf jedoch nach dem Gesetz der Spezialisationskreuzungen nach keiner Richtung angepaßt sein, in der eine der späteren Stammreihen angepaßt ist, ja, sie darf überhaupt nicht angepaßt sein; d. h. mit anderen Worten, sie hat niemals existiert. Jede größere Gruppe hat stets nur in ihren verschiedenen Anpassungstypen existiert, zwischen denen Übergangsformen undenkbar sind.



Zur Illustration nur wenige Beispiele. Die verschiedenen Molluskengruppen sind unterschieden durch den verschiedenen Bautypus der Schale. Alle Verschiedenheiten in der Anatomie des Weichkörpers sind letzten Endes in korrelativer Abhängigkeit von dem Schalentypus entstanden. Vorhandensein des Mantels und der Mantelhöhle, sowie der in diese eingeschlossenen Kiemen, eines vom Körper getrennten muskulösen Fußes, die Konzentration des metameren Strickleiternnervensystems auf die drei charakteristischen Ganglienpaare — all diese Charaktermerkmale des Molluskenkörpers haben erst Sinn, wenn die Schale vorhanden ist, konnten sonach bei dem anneloiden schalenlosen Vorfarentypus nicht vorhanden sein (vgl. die Amphineuren, bei denen der charakteristische Schalentypus den metameren Grundtypus nur wenig modifizierte und infolgedessen eine Konzentration des Nervensystems nicht erfolgt ist). Ausbildung dieser Merkmale erfolgte vielmehr erst, nachdem die Schale vorhanden war. Die Schale selber konnte aber nur sprunghaft entstehen — entweder als ganze Schale oder gar nicht. Da aber eine anneloid metamere Organisation des Weichkörpers gleichzeitig mit der Schale eine zweifellos nicht lebensfähige Kombination darstellt, folgt, daß auch die Umbildung des Weichkörpers eine sprunghafte war — wenngleich natürlich die Molluskenorganisation nicht von vornherein in ihrer heutigen Vollständigkeit vorhanden war. Die Mollusken sind sonach sprunghaft entstanden. Das gleiche gilt für die einzelnen Molluskengruppen selber: denn es besteht keine Möglichkeit eines Übergangs zwischen dem Lamellibranchiertypus, bei dem die Schale seitlich um die Körperflanken herumwächst, dem Gastropodentypus bei dem die Schale als dorsale Kappe angelegt wird, in die sich der Körper zurückzieht, und dem Amphineurentypus, der die Dorsalseite durch eine Reihe einzelner Kalkplatten schützt. Diese Typen müssen von allem Anfang an getrennt nebeneinander bestanden haben. Der Molluskentypus ist sprunghaft aus dem Annelidentypus entstanden als Folge der Schalenbildung; aber nicht mit einer generalisierten gemeinsamen Urform, sondern sofort mit den verschiedenen Schalentypen.

So innerhalb der Plazentalier: die gedachte Stammform der verschiedenen herbivoren, carnivoren, insectivoren, omnivoren, arboricolen usw. Plazentalierreihen konnte in keiner dieser verschiedenen Richtungen angepaßt sein; dann aber fehlte auch jegliche Anpassungs- und Entwicklungs-, ja Lebensfähigkeit. Der Plazentalierbauplan konnte entweder gar nicht oder nur in diesen verschiedenen Anpassungstypen erscheinen. So innerhalb der Arthropoden, der Crustaceen, der Stegocephalen und Amphibien usw. Der Hinweis auf die vorhergehenden Kapitel genügt. Die Typenneubildung in einer Periode der explosiven Entfaltung ging unter allen Umständen sprunghaft vor sich.

Das Befremdliche, das diese Feststellung auf den ersten Blick an sich hat, besteht nur solange, als man sich einzig die Verhältnisse des erwachsenen Tieres vor Augen hält. Es verschwindet, sobald man den gesamten Individualzyklus betrachtet. Der ausgewachsene Organismus ist fertig, d. h. die Fähigkeit zur Organneubildung, zu einer Umgestaltung des Körpers geht ihm mehr oder weniger vollkommen ab. Er ist entweder lebensfähig und pflanzt sich dann fort, oder er ist nicht lebensfähig und stirbt ab. Anders der erst im Aufbau begriffene, jugendliche Organismus: die Organe und Organsysteme sind noch gar nicht oder nur teilweise vorhanden.

Ihre Ausgestaltung im einzelnen ist noch der Umbildung fähig. Umgestaltung oder auch nur beschleunigte oder verzögerte Anlage eines einzigen Organs während der Entwicklung kann aber unter Umständen zu einer grundsätzlichen Umprägung des gesamten Organismus führen, so daß schließlich ein vollkommen neuartiger Typus „sprunghaft“ resultiert. Der Ontogenie kommt so zweifellos grundsätzliche Bedeutung zu für die Vorgänge der Entwicklung. Vgl. später Ontogenie und Phylogenie.

## 2. Inadaptive Typenneubildung

Wenn wir im vorhergehenden in der Hauptsache von Anpassungstypen sprachen, die in einer Periode der explosiven Entfaltung durch sprunghafte Typenneuprägung aus einem Grundtypus entstehen, so konnte dadurch der Eindruck erweckt werden, als ob die Typenneubildung eine gerichtete, als ob eine bestimmt gerichtete Anpassung unmittelbare Ursache sei. Wenn schon die Tatsache der Sprunghaftigkeit des Vorganges im Widerspruch zu einer solchen Annahme steht — Anpassung kann ja nur zu einer allmählichen und langsamen Stärkung oder Reduktion einzelner Organe führen —, so zeigt das eindeutig der tatsächliche Befund. Denn neben anpassungsfähigen Typen treten bei jeder explosiven Entfaltung auch Typen auf, die nicht anpassungsfähig sind, daher rasch wieder erlöschen und mit wenigen Formen persistieren oder degenerativ werden. Ein Rückblick auf die in den früheren Kapiteln angeführten Beispiele zeigt dies klar. Hier genügt es an die Gruppen der Marrellomorphen, *Limulava*, *Aglaspina*, *Conularida*, *Scaphopoda*, *Ascoceratidae*, *Antiarchi* usw. zu erinnern.

Diese Tatsachen hat ABEL unter der Bezeichnung der „fehlgeschlagenen Anpassungen“ zusammengefaßt, ohne aber die Bedeutung derselben in ihrer vollen Tragweite zu erfassen. Bei einer fehlgeschlagenen Anpassung handelt es sich nach den Worten ABELS um „eine Anpassung oder Reaktion des Organismus, die durch die Lebensweise oder Bewegungsart bedingt und provoziert ist, aber es ist keine gute und anpassungsfähige Anpassung“. Die Bezeichnungsweise ABELS — sie ist in den vorhergehenden Abschnitten der Einfachheit halber vorläufig festgehalten worden — geht von dem nachträglichen Ergebnis aus und greift durch die Einfügung des Begriffes „Anpassung“ der Erklärung der Tatsachen vor, was durch die Definition noch besonders unterstrichen wird. Später hat denn auch ABEL sich vorsichtiger ausgedrückt, wenn

er betont, daß die Bezeichnungsweise „unvorteilhafte Reaktion auf die Umweltsreize“ den Tatsachenkomplex glücklicher umschreiben würde. Mit dieser nicht so ausgesprochen teleologischen Formulierung, die aber immer noch gleich stark — wenn auch in etwas weniger einseitig lamarkistischer Richtung — mit dem Versuch einer Tatsachenerklärung belastet ist, hat sich ABEL der etwas neutraleren Ausdrucksweise KOWALEWSKYS genähert.

KOWALEWSKY — wohl der erste, der auf derartige Tatsachen überhaupt hingewiesen hat — ging von der Art und Weise der Umbildung und Reduktion der Seitenzehen bei den Artiodactylen aus. Von den Anthracotheriiden ausgehend und diese mit anderen Artiodactylengruppen vergleichend, fand er, daß diese Reduktion auf zwei verschiedenen Wegen vor sich gegangen sei: in einen Fall wurden die seitlichen Metacarpalia zwar stark verkleinert, behielten aber ihre ursprüngliche Stellung in der Artikulation mit dem Carpus; im andern Fall ging mit der Verkleinerung der seitlichen Metacarpalia ein nach der Seite drängen derselben Hand in Hand, so daß sie von der Artikulation mit dem Carpus ausgeschlossen wurden. Während bei dem ersten Modus der Umbildung die Entwicklung und Vergrößerung der mittleren Metacarpalia eingengt blieb, war im zweiten Fall die Möglichkeit einer Vergrößerung derselben gegeben. Der Umbildungsmodus ist daher im ersten Fall nur bis zu einem gewissen Punkte steigerbar, während im zweiten Fall der Entwicklung theoretisch keine Grenzen gesetzt sind. Wohl ausgeprägte Zweizehigkeit ist daher nur auf dem Wege der zweiten Gruppe erreichbar: nur diese Gruppe ist vom Gesichtspunkt des Artiodactylenschemas aus anpassungsfähig, während die erste Gruppe die reine Artiodactylenextremität nie erreichen kann, sie ist nicht anpassungsfähig. KOWALEWSKY unterschied daher einen adaptiven — anpassungsfähigen — Modus und einen inadaptiven — nicht anpassungsfähigen — Modus der Zehenreduktion. Das ist eine vollkommen neutrale Bezeichnungsweise, die die Tatsachen in jeder Hinsicht voll umschreibt, ohne eine Erklärung dafür zu geben. Im folgenden sei daher diese Bezeichnungsweise festgehalten.

Wir stellen demnach fest: die in der Phase der explosiven Entfaltung statthabende sprunghafte Typenneubildung ist eine ausgesprochen richtungslose, zufällige: adaptive und inadaptive Typen treten vollkommen gleichwertig nebeneinander auf. Über ihre Entwicklungs- und An-

passungsfähigkeit entscheidet erst die Zukunft, die weitere Entwicklung; der Typus selber ist aber ein für alle Mal festgelegt; denn — und das ist das wesentliche — die inadaptiven Typen verharren ausnahmslos in ihrem Typus, genau, wie die adaptiven.

### 3. Funktion, Form, Anpassung

Durch die gesamte Deszendenzlehre der modernen Naturwissenschaft zieht sich der Streit um die beiden mit den Namen DARWIN und LAMARCK verknüpften Grundanschauungen, d. h. letzten Endes um die Frage nach dem Primat von Form, bzw. Funktion. Wenn bei DARWIN — und diese Grundidee ist vor allem von WEISMANN ausgebaut und nach allen Richtungen durchdacht worden — die letzte Ursache der Weiterbildung im Organischen, in zufälligen Abänderungen des Organismus selber liegt, Abänderungen, die erst sekundär durch Selektion teils ausgetilgt, teils gesteigert, „gezüchtet“ werden, so ist damit der Form eindeutig das Primat vor der Funktion zuerkannt. Denn Selektion, Auswahl des Nützlichen, Zweckmäßigen, d. h. Anpassungsfähigen kann erst dann einsetzen, wenn durch Vorhandensein verschiedener Formen nebeneinander eine Auswahlmöglichkeit geschaffen ist, wie das vor allem durch GOEBEL betont wurde; die Frage kann nur mehr die sein, wodurch das zufällige Abändern bedingt ist. Umgekehrt verknüpft sich mit dem Namen LAMARCKS die Vorstellung, daß die Funktion das primäre ist und die Form erst als sekundäre Folge erscheint: Anpassung durch Gebrauch, bzw. Nichtgebrauch, d. h. Stärkung, bzw. Rückbildung von Organen ist die Grundidee. Wenn die DARWINSche Erklärungsart vorwiegend von der Biologie vertreten wird, so sind die LAMARCKSchen Anschauungen in der Hauptsache in der Paläontologie verbreitet.

Als roter Faden zieht sich durch die ganze Paläobiologie ABELS die Auffassung, daß Funktion die primäre Ursache sei und die Form als angepaßt erst sekundäre Folge. Und erst neuerdings hat ABEL dieser Auffassung scharfen, unmißverständlichen Ausdruck gegeben: „Nur die Weise zu leben, bestimmt die Gestaltung des Tieres. Nahrung, Bewegung und Ort formen den Körper allein“. Und in übereinstimmender Weise hat sich JAEKEL, von theoretischen Überlegungen und Voraussetzungen ausgehend, ausgesprochen, daß es nämlich undenkbar sei, daß „in der phyletischen Morphogenie . . . . Organe sozusagen auf Vorschub geliefert werden“, daß „jede Eigenschaft einmal funktionell erworben sein

muß“, daß für das „Problem, ob die Form oder die Funktion das primäre sei, nur die Möglichkeit bleibt, die Funktion als das formbildende Moment zu betrachten“. Wenn diese Auffassung bei der Betrachtung und Verfolgung der einzelnen Stammreihen selber tatsächlich zunächst als die einzig mögliche erscheint, so ist sie doch schon durch POMPECKJ wesentlich eingeschränkt worden, wenn „in der Umformung der Organe durch Gebrauch oder Nichtgebrauch, LAMARCKS Hauptgedanke, nur ein Eingehen der Organismen auf von außen her durch die Umwelt ausgeübte Reize zwingender Art zu sehen“ sein soll. Und wenn HENNIG schließlich betont, daß „die Fähigkeit des Lebens zur Anpassung viel weniger darin besteht, aus irgend einem . . . . Bedürfnis heraus neue Körperteile hervorzuzaubern, als in dem . . . . Vermögen, die vorhandenen Organe und Eigenschaften . . . . neuen . . . . Aufgaben sich dienstbar zu machen“, so ist damit in Wirklichkeit das Primat der Form vor der Funktion ausgesprochen. Das gleiche hat neuerdings R. RICHTER eindeutig an dem Beispiel der *Calceola* aufgezeigt: Es ist nicht „formerzwungene Funktion“, sondern „funktion-erzwingende Form“, die hier den Entwicklungsgang beherrscht.

Es zeigt sich, daß trotz unbedingter Vorherrschaft lamarckistischer Ideen in der Paläontologie gewichtige Stimmen und Einwände gegen diese bestehen, daß das Problem Funktion und Form in keiner Weise als gelöst betrachtet werden kann. Die vorliegenden Ergebnisse der explosiven Entwicklung und der inadaptiven Typenneubildung erlauben es nun, das Problem dahin zu lösen, daß — wenigstens in der Phase der explosiven Entwicklung — der Form das Primat zukommt, daß die vorhandene Form eine bestimmte Funktion vorschreibt, „erzwingt“.

Zunächst die Tatsache der sprunghaften Typenneubildung. Wenn sich der Typus nicht allmählich, sondern sprunghaft herausbildet, so ist damit ein Herausbilden desselben durch allmähliche Anpassung, durch Gebrauch oder Nichtgebrauch von Organen von vornherein ausgeschlossen. Die Form tritt plötzlich auf und ist vorhanden; Anpassung kann, wenn überhaupt, erst erfolgen, wenn ein anzupassender Formtypus gegeben ist. Wenn darüber hinaus die Typenneubildung in der Phase der explosiven Entwicklung durch unmittelbare Anpassung bedingt wäre, so müßten die neu auftretenden Typen durchweg adaptiv sein; inadaptive, nicht anpassungsfähige Typen könnten überhaupt nicht entstehen.

Abgesehen von diesen theoretischen Überlegungen sind es unmittelbar die Tatsachen, die zur Annahme eines Primats der Form führen. So sei an den Amphineurentypus unter den Mollusken erinnert. Der aus verschiedenen dorsalen Platten bestehende Panzer erscheint auf den ersten Blick als die glücklichste Lösung des Problems, einerseits Schutz für die Dorsalseite zu bieten und andererseits freie Beweglichkeit zu gewährleisten. In Wirklichkeit jedoch ist, wie oben gezeigt wurde, bei diesem Schalentypus ein Schutz des lebenswichtigsten Körperteils, des Kopfes, nur unter der Voraussetzung möglich, daß auch der Kopf von einer festen Kalkplatte bedeckt wird, daß dieser mithin seine eigentliche Funktion aufgeben muß, was eine Aufgabe der freien Beweglichkeit zur Folge hat. Auf der andern Seite ist aber die Schale, eben da sie nicht einheitlich ist, auch kein unbedingt zweckmäßiger Schutz bei stillsitzender Lebensweise. Die Schale kann somit weder als Anpassung an kriechende, noch als Anpassung an stillsitzende Lebensweise entstanden sein. Vielmehr hat der einmal und primär vorhandene Schalentypus sekundär die charakteristische, stillsitzende Lebensweise erzwungen. Die Anpassung ist die Folge des Schalentypus. Die Funktion folgt aus der Form.

Oder die Cephalopoden! Die primäre Ausgangsform war benthonisch und besaß einen normalen Kriechfuß. Der Typus der gekammerten Schale erzwang erst sekundär den Übergang zu nektonischer Lebensweise, die Funktion des ursprünglichen Kriechfußes als Schwimorgan. Ebenso wie der Schalentypus der zweiklappigen Lamellibranchier Umbildung und Anpassung zu limnobenthonischer Lebensweise zur notwendigen Folge hatte, während der umgekehrte Weg in jeder Hinsicht undenkbar ist. — Die Weichhäutigkeit der von weichhäutigen Natantiern abstammenden Thalassiniden und Paguriden ist die Voraussetzung, auf der allein die Anpassung und Lebensweise dieser Gruppen verständlich ist, während der umgekehrte Weg, daß ein kräftiger Panzer vorhanden war, der verloren ging, nachdem die Paguriden sich in fremden Schalen verkrochen haben usw., undenkbar ist, wie oben gezeigt wurde. — Das Vorhandensein von Pleuren-ähnlichen Ausstülpungen an den Segmenten, die als Tragschirme gewissermaßen verwandt werden konnten, ist, wie HANDLIRSCH und STEINMANN richtig betonten, die Voraussetzung für die fliegende Lebensweise und die Flügel der Insekten; unmöglich ist es, daß die Insektenflügel allmählich entstanden sind aus Versuchen zu fliegen. Über-

all ist, genau so eindeutig wie bei dem von R. RICHTER analysierten Beispiel von *Calceola*, der Formtypus das Primäre, die Funktion das Sekundäre.

Oder die verschiedenen Umbildungsmodi der Wirbelsäule von dem embolomeren Stadium aus. Nur der gastrozentrale und der notozentrale Wirbeltypus schaffen die Möglichkeit einer Wirbelsäule, die den Rumpf zu tragen vermag und damit sekundär zur Emporhebung des Körpers über den Boden führt, d. h. eine reiche Entwicklung der Extremitäten und eine vielseitige Anpassung zur Folge hat: der rhachitom-stereospondyle und der pseudozentrale Wirbeltypus dagegen halten im Prinzip an der Grundgliederung der embolomeren Wirbelsäule fest, geben somit diese Möglichkeit nicht; dieser Formtypus erzwingt daher unbedingte Festhaltung der amphibischen Lebensweise. — „Ein sehr geringes Gewicht war Vorbedingung zum Erwerb des Flugvermögens. Hohlknochen und Dünnwandigkeit des Skeletts konnten nicht erst von Flugsauriern und Vögeln erworben werden. Sie waren in einer Sauriergruppe der Trias entstanden und damit erst bot sich der Entwicklung überhaupt eine Möglichkeit dar, sich das Luftmeer als Bewegungsraum nutzbar zu machen“ (HENNIG). Auch hier — die Beispiele ließen sich leicht vermehren — ist der Formtypus das Primäre, die Funktion die Folge.

Hier mag bemerkt sein, daß auch GOEBEL auf Grund seiner reichen experimentellen und morphologischen Erfahrung in der Botanik hinsichtlich der Pflanzen zu dem gleichen Ergebnis gelangte: es ist das Prinzip der Ausnützung oder der indirekten Anpassung. Zur Illustration sei eine charakteristische Stelle betreffend die kleistogamen Blüten angeführt: „Wir haben stets zu unterscheiden zwischen den äußeren Bedingungen, welche eine bestimmte Reaktion der Pflanzen auslösen, und zwischen dem Nutzen, welchen diese Reaktion gewährt. Die kleistogamen Blüten stellen einen weiteren Beleg für den Satz auf, daß eine Reaktion auf äußere Einflüsse für die Pflanze vorteilhaft sein kann auch da, wo zwischen diesen Einflüssen und Faktoren, welchen diese Reaktionen „angepaßt“ sind, keine direkte Beziehung besteht. Auch solche Pflanzen bringen kleistogame Blüten hervor, welche diese durchaus nicht notwendig haben. Für manche Pflanzen aber ist die Fähigkeit, kleistogame Blüten zu bilden, deshalb von so großer Bedeutung geworden, weil die chasmogamen bei ihnen nicht regelmäßig Samen ansetzen. Das Verhältnis ist aber hier umgekehrt

als es gewöhnlich betrachtet wird: die kleistogamen Blüten treten nicht auf weil die chasmogamen keine Blüten ansetzen, sondern die Samenbildung in diesen kann unterbleiben, weil kleistogame Blüten vorhanden sind“.

Zusammenfassend erkennen wir, daß in der Phase der explosiven Entwicklung die Typenneubildung sprunghaft erfolgt, daß adaptive und inadapative Typenneubildung gleichwertig nebeneinander stehen, daß schließlich die Typenneubildung nicht Folge einer bestimmten Anpassung, nicht Folge der Funktion ist, sondern daß die Form die gegebene und primäre Grundlage weiterer Entwicklung und Anpassung darstellt. Das Problem liegt in der Frage nach den Ursachen der Formbildung.

### Literatur

1. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.
2. — Gedanken über die Ursachen der Degeneration und deren phylogenetische Bedeutung. Paläontol. Hungarica, Bd. 1, 1923.
3. — Das biologische Trägheitsgesetz. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11, 1929.
4. GOEBEL, K., Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1898—1901.
5. — Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München, 1898.
6. — Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralbl., Bd. 24, 1904.
7. HENNIG, E., Paläontologische Beiträge zur Entwicklungslehre. Tübing. naturwiss. Abhandl., Heft 4, 1922.
8. — Von Zwangsablauf und Geschmeidigkeit organischer Entfaltung. Rektoratsrede Tübingen, 1929.
9. JAEKEL, O., Funktion und Form in der organischen Entwicklung. Paläontol. Zeitschr., Bd. 4, 1922.
10. KOWALEWSKY, Monographie der Gattung Anthracotherium. Paläontogr., Bd. 22, 1874.
11. NEUMAYR, M., Die Stämme des Tierreichs. 1889.
12. POMPECKJ, J. F., Umwelt, Anpassung und Beharrung im Lichte erdgeschichtlicher Überlieferung. Rektoratsrede Berlin, 1925.
13. — Diskussionsbemerkung zu SCHINDEWOLF, „Über *Volborthella* usw.“. Paläont. Zeitschr., Bd. 10, 1928.
14. PFEFFER, G., Die Frage der Grenzbestimmung zwischen Kreide und Tertiär in zoogeographischer Betrachtung. Jena, 1927.
15. RICHTER, R., Ein Ausschnitt aus dem Fragenkreis: Bilateralität und Lebensweise. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11, 1929.
16. — Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckelkorallen. Senckenbergiana, Bd. 11, 1929.
17. STEINMANN, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig, 1908.



18. TROLL, W., Das Problem der Zweckmäßigkeit in der Biologie. Zeitschr. „Die Erde“, Bd. 4, Braunschweig, 1926.
19. TSCHULOK, S., Deszendenzlehre (Entwicklungslehre), ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Jena, 1922.
20. WAAGEN, W., Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*. BENECKES geognostisch-paläontologische Beiträge, Bd. 2, München, 1876.

## B. Orthogenese

### 1. Begriff und Bedeutung der Orthogenese. Historisches

Der durch TH. EIMER (1897) ausführlich begründete Begriff der Orthogenese, des Gesetzes „der bestimmt gerichteten Entwicklung“, der „Tatsache, daß das Abändern der Lebewesen ganz gesetzmäßig nach wenigen, bestimmten Richtungen geschieht“, ist Ausdruck dessen, „daß die Artbildung in letzter Linie unabhängig vom Nutzen geschieht, daß sie auf gesetzmäßigen . . . . . Umänderungen beruht, deren Ursache in der physiologischen Arbeit des Körpers auf Grund von dessen Konstitution und in deren Beeinflussung durch die physikalischen Mittel der Außenwelt gelegen ist“. „Jede Entwicklungsrichtung ist nichts als Ausdruck organischen Wachsens, welches ich als die Ursache der allmählichen Umgestaltung der Lebewelt bezeichne, als die Ursache alles Abänderns und als die letzte Ursache aller Artentfaltung“. „Überlege ich zusammenfassend alle Tatsachen, welche sich über die Bedeutung bestimmter Entwicklungsrichtungen . . . . . ergeben, so drängt sich mir der Schluß auf, daß alle . . . . . Lebewesen als Bildungen aufgefaßt werden müssen, welche . . . . . nichts sind als der Ausdruck von Summen von bestimmten Entwicklungsrichtungen“. „Es ist selbstverständlich, daß der Kampf ums Dasein . . . . . die verschiedenen Entwicklungsrichtungen . . . . . beeinflussen kann, . . . . . indem die Zuchtzahl nur die zweckmäßig gebildeten, bzw. die nicht unbedingt schädlichen Formen bestehen läßt“. Aus diesen Zitaten ergibt sich, daß EIMER der Orthogenese eine ganz unbedingt zentrale Stellung in der organischen Entwicklung zuerkannte, daß sämtliche Tatsachen auf dieses eine Grundprinzip zurückgeführt wurden, daß aber letzten Endes die Gründe der Orthogenese in physiologischen Beziehungen gesucht werden. Wie hoch EIMER gerade die physiologische Seite seiner Hypothese einschätzt, geht am besten aus der Wichtigkeit hervor, die er den Temperaturversuchen über Färbung von Schmetterlingen zuschreibt.

Diesen von EIMER klar formulierten, vor allem an Farbmustern von Schmetterlingen gewonnenen Feststellungen Entsprechendes ist auch schon vorher gelegentlich ausgesprochen und erkannt, freilich nicht so grundsätzlich in den Mittelpunkt des gesamten Entwicklungsgeschehens gerückt worden. So spricht schon 1894 NÄGELI von einem „Progressionsprinzip“, das das „Beharrungsgesetz im Gebiet der organischen Entwicklung“ darstellt. „Sowie die Entwicklungsbewegung einmal im Gange ist, so kann sie nicht stille stehen und sie muß in ihrer Richtung beharren“. Und schon 1888 hat DÖDERLEIN auf Grund von Entwicklungsreihen fossiler Säuger klar das gleiche Prinzip ausgesprochen, daß nämlich die organische Entwicklung charakterisiert sei durch ein auffälliges Beharrungsvermögen bei einer einmal eingeschlagenen Entwicklungsrichtung. Ja, DÖDERLEIN wies sogar schon darauf hin, daß diese biologische Trägheit, dieses Beharrungsvermögen so weit gehe, daß Spezialisationsrichtungen sich weit über das Maß des Zweckmäßigen hinausentwickeln, so z. B. bei dem Gebiß von *Smilodon* und vom Mammut. Die nur kurz gefaßte Mitteilung DÖDERLEINS ist — das sei schon hier bemerkt, es wird darauf zurückzukommen sein — von ganz besonderer Bedeutung hinsichtlich der Erklärung und des Wesens dieser Erscheinung.

Diese Gedankengänge — zwar vielfach angezweifelt — kehren doch immer wieder, insbesondere in der mehr historisch eingestellten Palaeontologie. So kann POMPECKJ von dem „konservativen Prinzip der Beharrung“ sprechen, das sich darin ausprägt, daß der „einmal eingeschlagene Weg einer Entwicklung oder Umformung so lange als möglich beibehalten wird“. Und HENNIG erkennt in dem „Gesetz der Wachstumssteigerung“ eine einseitig gerichtete, zwangsmäßig ablaufende Steigerung . . . , ohne daß dabei ein irgendwie in Betracht kommender Vorteil für die betreffende Tier- oder Pflanzengattung ersichtlich wäre“. Das gleiche Prinzip letzten Endes ist es, wenn ROSA „eine progressive Reduktion der Variabilität“ mit der Artbildung in Zusammenhang bringt oder wenn KOKEN von einer „eingeschränkten Variationsfähigkeit“ spricht.

Während in all diesen Fällen die Orthogenese zwar als wesentlicher Faktor der Entwicklung erkannt wurde, aber doch nicht in der extremen Form wie bei EIMER in den Mittelpunkt alles Entwicklungsgeschehens gestellt war, hat neuerdings ABEL — ausgehend von der ausgesprochen orthogenetisch ablaufenden

Entwicklung der Pferde — diesem Tatsachenkomplex wieder eine ganz zentrale Stellung zuerkannt und sich damit im Prinzip wieder ganz auf den Standpunkt EIMERS gestellt, allerdings auf rein lamarckistischer Grundlage. Trotzdem glaubt ABEL den EIMERSchen Begriff aufgeben zu sollen; es wird für die in Frage stehenden Tatsachen der Begriff des „biologischen Trägheitsgesetzes“ aufgestellt unter Berufung auf die Priorität NÄGELIS und unter Umgehung des DÖDERLEINschen Prinzips des organischen Beharrungsvermögens. Durch Einführung dieses Begriffes sollen die Tatsachen „erklärt“ werden, indem die organische Entwicklung gewissermaßen auf das Prinzip des Trägheitsgesetzes in der Physik zurückgeführt wird. Wenn ABEL auch die Erscheinungen des „biogenetischen Grundgesetzes“ durch sein Trägheitsgesetz erklären will, so greift er hierin sogar noch über die EIMERSche Orthogenese hinaus; in Wirklichkeit dürfte damit allerdings Ursache und Wirkung verwechselt sein (vgl. Kap. Ontogenie und Phylogenie). Berechtigung, den Ausdruck Orthogenese durch einen neuen zu ersetzen, besteht demnach in keiner Weise. Im vorliegenden Fall ist ein solches Vorgehen außerdem unzumutbar: denn während Orthogenese ein vollkommen neutraler Ausdruck ist, der eine Tatsache bezeichnet, ist der Begriff „biologisches Trägheitsgesetz“ ein Erklärungsversuch; eine Tatsache durch einen solchen zu bezeichnen, ist aber ein gänzlich unzulässiges Vorgehen.

Es ist daher unbedingt an der alten EIMERSchen Bezeichnung festzuhalten. Der Begriff der Orthogenese als bestimmt gerichteter Entwicklung geht aus diesen historischen Bemerkungen eindeutig und klar hervor.

Daß orthogenetische Entwicklung eine häufig vorkommende Form der Weiterbildung darstellt, ist unbestreitbar; es sei an das ABELSche Beispiel der Pferde erinnert, an die Umbildung des Elefantengebisses, an die Entwicklung der *Palinura*—*Brachyura* unter den Dekapoden, an die Entwicklungsreihe Orthoceratiden—Belemnoideen—Sepioideen, an die Entwicklung der Proherpocheliden und der Herpocheliden usw. Die vorhergehenden Kapitel zeigen die immer wiederkehrende Tatsache klar. Weniger eindeutig ist die Bedeutung der Orthogenese für das gesamte Entwicklungsgeschehen.

Nach EIMER und ABEL ist Orthogenese die einzige Form der Entwicklung, unter die sich sämtliche anderen Erscheinungen unterordnen lassen. Diese Annahme ist nicht richtig. Orthogenese — auch in der ABELSchen Fassung — bedeutet ja einzig

und allein bestimmt gerichtete Weiterbildung eines vorhandenen Anpassungstyps. Auch ABEL setzt den Grundtypus der Pferde ja schon voraus. Es ist keine Möglichkeit, auf dieser Basis verschiedenartige, divergierende Anpassungstypen aufeinander zurückzuführen. Die einzig mögliche Konsequenz ist die Auffassung, die STEINMANN entwickelt hat. Während ABEL diesen inneren Widerspruch nicht erkannt hat, sah sich EIMER genötigt, um ihm zu entgehen, verschiedene Hilfhypothesen einzuführen (Epistase, Genepistase, Halmatogenese). Auch die Tatsache der Orthogenese führt damit wieder auf die im vorhergehenden Kapitel besprochene „explosive Entwicklung“ zurück.

Das Wesen der Orthogenese erhellt am besten aus den Gesetzmäßigkeiten der Entwicklung, die damit verknüpft sind.

## 2. Der Zwangsablauf orthogenetischer Entwicklung

Daß jede orthogenetische Stammreihe in sich zwangsmäßig abläuft, daß mit andern Worten ein einmal vorhandener Formtypus als unabänderliche Tatsache gegeben ist, zeigt zunächst die Tatsache der auf-, bzw. absteigenden Entwicklung. Solange man die Entwicklung nur unter dem Gesichtswinkel der Biologie sah, glaubte man freilich nur aufsteigende Reihen feststellen zu können, ohne den Widerspruch zu merken, der zwischen diesem „Vervollkommnungsprinzip“ mit dem Menschen als Krone der Entwicklung und der „mechanischen“ Deutung der organischen Entwicklung besteht. Es war das Verdienst JAEKELS, daß auch die Tatsache absteigender Entwicklung in den Bereich der Diskussion gezogen wurde. Das Grundbeispiel JAEKELS, das Knorpeligwerden des ursprünglich knöchernen Innenskeletts primitiver Vertebraten (Cyclostomen, Selachier, Crossopterygier), ist durch STENSJÖ eindeutig bestätigt worden. Die früheren Kapitel erweitern das Tatsachenmaterial in dieser Hinsicht beträchtlich: wir konnten zeigen, daß die Stegocephalen und Amphibien gegenüber den gastrozentralen Tetrapoden eine absteigende Entwicklung durchmachen. Wir erkannten, daß die auf dem Mysisstadium stehenden Eucyphiden und Penaeiden (mit Exopodit im adulten Stadium) nicht primitiv sind, sondern daß sie durch absteigende Entwicklung zustande gekommen sind. Ebenso zeigte sich, daß der Blattfuß der Phyllopoden nicht aus den Parapodien der Anneliden hervorgegangen ist, sondern durch Rückbildung, also absteigende Entwicklung aus dem normalen vielgliedrigen Spaltfuß der Trilobiten und Malacostraken.

Das Fehlen eines Karapax bei den Arthrostraken erwies sich als sekundäre Reduktion. Die rezente *Nebalia* ist in vieler Hinsicht primitiver geworden als ihre paläozoischen Vorläufer (*Nahecarida*). Die aplacophoren Amphineuren haben mit der Schale auch die Kiemen und den Kriechfuß fast ganz verloren, auch dies eine deutlich absteigende Entwicklung; letzten Endes stellen die Amphineuren in ihrer Gesamtheit und die Lamellibranchier dadurch, daß sie trotz Vorhandensein eines Kriechfußes eine frei kriechende Lebensweise aufgeben, gegenüber den übrigen Mollusken eine absteigende Entwicklungsgruppe dar, vom Gesichtspunkt der Molluskenorganisation aus betrachtet, wie auch die Fische in ihrer Gesamtheit wie JAEKEL betonte, durch die weitgehende Reduktion der Extremitäten und die Reduktion der Lunge zur Schwimmblase. Es zeigt sich, daß absteigende Entwicklung in der organischen Entwicklung von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Diese Tatsache entspricht der adaptiven, bzw. inadaptiven Typenneubildung in der Phase der explosiven Entwicklung. Adaptive Typen machen durchweg eine aufsteigende Entwicklung durch, während naturgemäß die inadaptiven Typen nur degenerativ werden können, d. h. eine absteigende Entwicklung durchmachen oder aussterben müssen, sofern nicht der Übergang zu einem adaptiven Formtypus möglich ist. Diese Möglichkeit ist aber in keinem der zahlreichen Fälle verwirklicht — denn die Tatsache, daß ein inadaptiver Typus trotz oder wegen seiner absteigenden Entwicklung, die ihn auf eine tiefere Organisationsstufe führt, eine reiche Entwicklung durchmacht, wie die Fische oder die Lamellibranchier, kann in keiner Weise in dieser Richtung umgedeutet werden. Es folgt daraus, daß die orthogenetische Entwicklung unbedingt zwangsmäßig abläuft und unter allen Umständen an den gegebenen Formtypus gebunden ist, daß sie denselben nie verlassen kann.

Dies wird weiterhin noch bestätigt durch die vielfach gemachte und beschriebene Beobachtung der Überspezialisierung. Eine einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung wird starr beibehalten und entwickelt sich geradlinig weiter, selbst wenn durch diese Weiterbildung die Anpassung in ihr Gegenteil umschlägt und unzweckmäßig wird. So sei an den Canin von *Smilodon*, an den Stoßzahn bei den Elefanten, an das Geweih der Cerviden usw. erinnert. In diesem Zusammenhang ist auch das Gesetz der Wachstumssteigerung zu nennen: auch hier übersteigert sich

die Entwicklung, wie aus zahlreichen, viel genannten Beispielen bekannt ist, bis zur ausgesprochenen Unzweckmäßigkeit.

Noch klarer ergibt sich diese Tatsache aus der Beobachtung der Parallelentwicklung. Eine ganze Reihe von Beispielen hat neuerdings SCHINDEWOLF zusammengestellt. Das Beispiel der Pferde ist bekannt, bei denen sich der einzehige Typus auf mindestens drei verschiedenen Stammreihen herausgebildet hat. Das gleiche zeigen auch die brachyuren Dekapoden: denn der höhere Brachyurentypus hat sich auf verschiedenen Linien nebeneinander herausgebildet; so ist der catametope Typus sowohl von den Dromiaceen aus (Ocypodiden), wie auch von den Xanthiden aus (Grapsiden) entstanden. Der Typus der Xanthiden wird innerhalb der Oxystomen von den Callapiden, innerhalb der Dromiaceen von den Dromiiden erreicht. Auf verschiedenen Wegen, unabhängig voneinander kommen die natanten Dekapoden, die Dichelopoden und die Schizopoden zu einem so weit gehend übereinstimmenden Typus, daß man diese Gruppen unmittelbar aneinander anschloß. Jeder Formtypus hat eben nur bestimmte Umbildungsmöglichkeiten; die Umbildung ist zwangsläufig auf ein durch den zugrunde liegenden Typus bestimmtes Endstadium gerichtet.

Die Tatsache des Zwangsablaufes in der orthogenetischen Umbildung ist der grundsätzlichsste Unterschied der Orthogenese gegenüber der explosiven Entfaltung, der mehr oder weniger unbeschränkte Formbildungsmöglichkeit zukommt.

### 3. Progressive Reduktion der Variabilität

Das von D. ROSA aufgestellte Prinzip der progressiven Reduktion der Variabilität ist in dieser Formulierung nicht sehr glücklich umschrieben; denn in Wirklichkeit erkennen wir bei Verfolgung aussterbender Stammreihen, daß kurz vor dem endgültigen Erlöschen die Variabilität gesteigert wird, wie das O. ABEL am Beispiel der Mixnitzer Höhlenbären und der Gattung *Eurhinodelphis* aus dem Obermiozän klar zeigen konnte, wie das auch durch das Verhalten der Mammute in der späteren Diluvialzeit nach den Untersuchungen SOERGELS bewiesen wird und wie sich das ganz ähnlich in zahlreichen analogen Fällen ergibt, so sei an die durch KOKEN aufgezeigte enorme Variabilität von *Worthenia* in der Trias erinnert, mit der die Gattung erlischt, oder

an die in der Kreide so enorm gesteigerte Formenfülle der Lytoceratiden. PLATE hat daher die ROSASche Formulierung durch ein „Gesetz der fortschreitend verminderten Evolutionsbreite“ ersetzt, einen Ausdruck, den ABEL als „Gesetz der fortschreitend verminderten Evolutionsmöglichkeit“ modifiziert sehen möchte.

In dieser Formulierung — und zwar dürfte die PLATESche die richtigere sein — trifft das ROSASche Prinzip für sämtliche orthogenetische Stammreihen zu. So läßt der Entwicklungsgang der Dromiaceen erkennen, daß die Homolodromiiden des Jura noch eine recht große Evolutionsbreite besitzen, indem von hier aus die Prosoptoniden, Homoliden, Dynomeniden und die Ocypodiden ausstrahlen, während im Verlauf der weiteren Entwicklung eine immer stärkere Einengung der Evolutionsbreite statthat, so daß in der Oberkreide nur noch die Familie der Dromiiden neu aus den Homolodromiiden entsteht. Die Evolutionsbreite der silurisch-devonischen Aviculiden ist eine ungleich größere als im Mesozoikum, und im Tertiär und der Gegenwart hat eine wesentlich fortschreitende Einengung stattgefunden. Während bei den primitiven Pectiniden Anpassung an festgewachsene Lebensweise den Spondylidentypus hervorbringt, führt eine solche Anpassung bei höher differenzierten Pectiniden nur noch zum *Velopecten*- und *Hinnites*-Typus. Ebenso bei dem pachyodonten Heterodontentypus, der mit den Isocardiiden in der Trias einsetzend, im Jura und der Kreide (Chamiden, Capriniden, Rudisten) noch eine gewaltige Evolutionsbreite besitzt, die von der Oberkreide an rasch eingeengt wird. Das gleiche zeigt die vom Untersilur an konstant abnehmende Formenfülle, der Trilobiten. In fast schematischer Deutlichkeit ergeben die Zusammenstellungen v. HUENES über die Ichthyosaurier für diese Gruppe dasselbe Bild einer sich von der Trias an konstant vermindernenden Evolutionsbreite. So kehrt dieses Prinzip auch innerhalb der Entwicklung der diapsiden Reptilien ausnahmslos wieder. Und wenn bei den canoiden Carnivoren die omnivore Anpassungsrichtung in den früheren Entwicklungsstadien noch zur Herausbildung des Ursidentyps führt, so bleiben die omnivoren Vertreter der späteren Entwicklungsstadien durchaus im Rahmen des Canidentypus.

Am deutlichsten aber erhellt dieses ROSASche Prinzip aus der Tatsache der Iterativbildungen. Schon KOKEN, der ja auf Grund seiner Erfahrungen an Gastropoden diese Tatsache erstmals feststellen konnte, erkannte, daß sich in dem „Prinzip

der iterativen Entwicklung gleichzeitig“ auch das „der eingeeengten Variations-Möglichkeit“ ausspreche. Und tatsächlich bedeutet ja auch Iteration, d. h. die Tatsache, daß gleiche Formen immer wiederkehren, im Grunde genommen nichts anderes, als daß die Evolutionsbreite auf ein ganz bestimmtes Maß eingeschränkt ist. Dem entspricht es, daß in den orthogenetischen Stammreihen Iterationen nicht von Anfang an auftreten, sondern erst von einem bestimmten Entwicklungsstadium an. So zeigt der *Worthenia*-Typus, das Grundbeispiel KOKENS Iterationen erst vom Karbon ab, und innerhalb der Gattung *Pleurotomaria* treten solche erst vom Perm an auf (iterative Wiederkehr des *anglica*-Typus und des *reticulata*-Typus), während beide Gattungen bis ins Silur zurückreichen. Bei den Pectiniden scheinen eigentliche Iterativbildungen erst mit dem Jura zu beginnen. Bei den devonisch-permischen Ammoniten spielen solche lange nicht die gleiche Rolle, wie bei den jurassisch-kretazischen. Innerhalb der Brachyuren treten Iterationen — entsprechend der Jugendlichkeit der Gruppe — sehr stark zurück und sind bezeichnenderweise mit Sicherheit allein bei der ältesten Abteilung, bei den Dromiaceen in der iterativen Wiederholung des Dynomeniden-Typs durch die Dromiiden, erkennbar, während bei den viel älteren Tricheliden die Proherpocheliden und die Herpocheliden eine eindeutige Iteration darstellen. Innerhalb der jugendlichen Plazentalier fehlen Iterationen noch vollkommen.

Daraus ergibt sich, daß neben dem Zwangsablauf der Entwicklung die Orthogenese durch die Tatsache charakterisiert wird, daß mit fortschreitender Entwicklung der einer orthogenetischen Reihe zugrunde liegende Typus immer weniger plastisch wird, um schließlich mehr oder weniger starr, determiniert zu werden.

#### 4. Irreversibilität

„L'évolution est irréversible“; dieses von DOLLO 1893 ausgesprochene und durch zahlreiche Einzelfälle belegte Gesetz ist vor allem durch ABEL verschiedentlich besprochen und insofern präziser gefaßt worden, als ABEL betont, daß „ein gänzlich verschwundenes Organ niemals wiederkehrt“. „Gehen bei einer Anpassung an eine neue Lebensweise Organe verloren, die bei der früheren Lebensweise einen hohen Gebrauchswert besaßen, so entstehen bei der neuerlichen Rückkehr zur alten Lebensweise diese Organe niemals wieder; an ihrer Stelle wird ein Ersatz durch



andere Organe geschaffen“. In gleicher Richtung geht die Ansicht von HENNIG, der die Irreversibilität zu einer „Unwiederbringlichkeit der Organe“ abschwächen möchte, da eine Rückkehr zu einer früheren, später verlassenen Lebensweise häufig statt habe, nur daß eine solche Rückkehr stets auf anderem Wege erfolge. ABEL brachte dann 1924 die Irreversibilität mit seinem Trägheitsgesetz in Beziehung und führte dies 1928 im einzelnen aus, indem er die Irreversibilität eben durch das „biologische Trägheitsgesetz“ dadurch zu erklären suchte, daß jede Neuanpassung analog den Prinzipien der Mechanik „auf dem Wege des kleinsten Widerstandes“, d. h. unter möglicher Festhaltung der vorhandenen Organisation erfolgen soll. Eine ähnliche Auffassung äußerte 1925 auch POMPECKJ: „Und es ist im wesentlichen auch dasselbe“ — wie das „konservative Prinzip der Beharrung“ — „was DOLLO als sein Gesetz von der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung ausgesprochen hat“.

Grundsätzlich andere Wege ging R. RICHTER, dem „die Zufallsregeln bereits eine genügende Erklärung“ für die Irreversibilität bieten. „DOLLOS Gesetz bedeutet für uns nur die Verneinung einer von vornherein nicht wahrscheinlichen Erwartung, nämlich dieses: Im Formenspiel der organischen Natur ist ein die Zufallsregeln durchbrechendes Ausnahmegesetz notwendiger Rückläufigkeit nicht bekannt“. Unabhängig davon kam MEZ zu der übereinstimmenden Auffassung: Angenommen, „daß auch nur 100 . . . kleinste Teilchen das Eiweißmolekül ausmachen sollen und daß dieselben . . . in irgend eine andere Anordnung gekommen seien, so lehrt uns die Wahrscheinlichkeitsrechnung, daß wir, angesichts der Zahl der vorhandenen Möglichkeiten von  $35^{100}$ , dieses System von nur 100 Einzelteilen jede Sekunde einmal schüttelnd, nicht in 10 Trillionen Jahren wieder zu der ursprünglichen Lagerung zurückkommen. Die Wahrscheinlichkeit der Reversibilität ist also schon hier, noch viel weniger beim Chromatinmolekül, überhaupt nicht gegeben“.

Demgegenüber wollte FEJÉRVÁRY das Gesetz der Irreversibilität soweit einschränken, daß volle Irreversibilität nur dann gelte, wenn die betreffenden Organe „auch im Lauf der biogenetischen Rekapitulation nicht mehr erscheinen“. Die verschiedenen Einwände und Tatsachen, die gegen die Irreversibilität sprechen, sind von FEJÉRVÁRY zusammengestellt worden, so daß hierauf nicht eingegangen werden muß.

Welche Bedeutung kommt diesen Einwänden zu? Sie ließen sich leicht vermehren: so zeigt die Ausbildung der Augenstiele bei *Coeloma* eine ausgesprochene Entwicklungsumkehr, indem bei *Coeloma* eine starke Verlängerung derselben in ocypodidenähnlicher Weise statthabte, bei den Abkömmlingen von *Coeloma* (*Paracoeloma* und *Geryon*) wird der ursprüngliche Zustand eines nur kurzen Augenstiels wieder herausgebildet und sekundär folgt schließlich auf das *Paracoeloma*-Stadium in *Pseudocoeloma* wieder ein Stadium mit verlängerten Augenstielen: also sogar eine doppelte Entwicklungsumkehr. So bedeutet *Baculites* eine Rückkehr zum Orthocerasstadium; die Kreideceratiten stellen eine Rückkehr zum Ceratitenstadium dar. Im orthoneuren Nervensystem der opisthobranchiaten Gastropoden werden nach einem chiasmoneuren Durchgangsstadium die ursprünglichen Symmetrieverhältnisse wiederhergestellt, das gleiche gilt für die Kiemenlage der Opisthobranchier. Für all diese Fälle, die sich leicht vermehren ließen, gilt das gleiche, was in der Diskussion zu dem Vortrag von FEJÉRVÁRY durch JAEKEL und VERSLUYS zum Ausdruck gebracht wurde: es ist nie eine vollständige und unbedingte Reversion (VERSLUYS) und es ist vor allem stets nur eine Reversion der äußeren Körperform (JAEKEL). Das zeigen besonders deutlich die Cephalopoden, das trifft aber auch für sämtliche anderen Fälle zu: so, um nur einen Fall zu nennen, bedeutet die Orthoneurie der Opisthobranchier nicht eine Rückkehr zu primitiven, ursprünglichen Verhältnissen, sondern ist bedingt durch eine stärkere Konzentration der einzelnen Ganglien, also durch eine Höherentwicklung! Da aber hinsichtlich der Lebensweise und der äußeren Körperform tatsächlich eine Entwicklungsumkehr statthaben kann (vgl. außer den angeführten Beispielen auch die Entwicklung der Schildkröten und der Lage der Bauchflossen bei den Fischen), so kann das Gesetz der Irreversibilität nur in der eingeschränkten Formulierung HENNIGS, mit der inhaltlich auch ABEL übereinstimmt, gelten. In diesem Umfang gilt es aber unbedingt, wie ja schon so vielfach gezeigt wurde, daß eine nähere Beweisführung an dieser Stelle unterbleiben kann.

Von Bedeutung in unserm Zusammenhang sind aber die Erklärungsversuche, vor allem die von R. RICHTER und MEZ. Die Erklärung, die von R. RICHTER gegeben wurde, steht und fällt mit der Annahme der Orthogenese. Denn mit der bestimmt gerichteten Entwicklung, der Orthogenesis, steht die Zufallserklärung in scharfem Widerspruch. In einer bestimmt gerichteten Ent-

wicklung — daß an einer solchen kein Zweifel sein kann, geht aus dem vorhergehenden zur Genüge hervor — kann der Zufall höchstens eine ganz untergeordnete Rolle spielen, kann zum mindesten in keiner Weise maßgebend sein. Das gleiche gilt für die Beweisführung MEZ'. Außerdem kommt hier noch zu, daß die Beweisführung auf einer unbekanntem Größe aufgebaut ist: wir wissen noch kaum etwas über die Konstitution des lebenden Eiweißes. Immerhin kann man wohl heute schon sagen, daß für die Umwandlungsmöglichkeiten der Eiweißmoleküle die Gesetze der Wahrscheinlichkeitsrechnung nicht in Anwendung gebracht werden können, daß vielmehr auch hier — wie in der gesamten Chemie — bestimmte Gesetzmäßigkeiten die Neubildung von Verbindungen beherrschen und einschränken.

Die Irreversibilität ist somit eine typische Charaktereigenschaft orthogenetischer Entwicklung, die unmittelbare Folge des Zwangsablaufes der Orthogenese. Darüber hinaus aber erlaubt dieses Gesetz die Feststellung, daß die Orthogenese nicht nur zwangsläufig innerhalb des bestimmten Grundtypus verharret, sondern daß die Entwicklung orthogenetischer Reihen unbedingt vorwärts schreitet, daß keine rückläufige Entwicklung möglich ist. „Die Orthogenese ist der Ausdruck des organischen Wachstums, der Organophysis“ (EIMER); sie ist eben als solche irreversibel, wie „die individuelle (ontogenetische) Evolution irreversibel ist“ (FEJÉRVÁRY).

Zusammenfassung. Bestimmt gerichtete, orthogenetische Entwicklung setzt ausnahmslos ein nach der Phase der explosiven Typenneubildung. Die Orthogenese verläuft stets zwangsmäßig innerhalb des durch den — adaptiven oder inadaptiven — Grundtypus gegebenen Rahmens (auf- und absteigende Entwicklung, Überspezialisierung, Parallelentwicklung). Die Plastizität des Grundtypus nimmt im Verlauf der Orthogenese konstant ab (Iterativbildungen). Orthogenese ist stets eine Weiterbildung des Grundtypus, Organophysis EIMERS (Irreversibilität).

## Literatur

Außer den schon im vorhergehenden Kapitel angeführten Arbeiten wären hier noch folgende zu nennen:

1. ABEL, O., Das biologische Trägheitsgesetz. *Biologia generalis* Bd. 4, 1928. (Vgl. auch das Referat dieser Arbeit von DIETRICH im N. Jahrb. f. Min. usw. III, 1929 S. 169).

2. BEURLEN, K., Paläontologische Beiträge zur Entwicklungslehre. Zeitschr. „Die Erde“, Bd. 4, 1926.
3. — Die Dekapoden des Schwäbischen Jura. Paläontographika Bd. 70, 1928.
4. — Parallelentwicklung und Iterationen bei Dekapoden. Paläont. Zeitschr. Bd. 11, 1929.
5. DÖDERLEIN, L., Phylogenetische Betrachtungen. Biolog. Zentralbl. Bd. 7, 1888.
6. DOLLO, L., Les lois de l'évolution. Bull. d. l. soc. Belge de Géol., de Pal. et d'Hydrol. Bd. 7, 1893.
7. EIMER, TH., Orthogenese der Schmetterlinge. Die Entstehung der Arten, II. Teil, unter Mitwirkung v. C. FICKERT, Leipzig 1897.
8. — und FICKERT, C., Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminiferen. Entwurf einer natürlichen Einteilung derselben. Tübinger zool. Arbeiten, Bd. 3, Leipzig 1899.
9. FEJERVÁRY, G. J. V., Über Erscheinungen und Prinzipien der Reversibilität in der Evolution und das DOLLOsche Gesetz. Paläont. Zeitschr. Bd. 7, 1926. (Mit Diskussionsbemerkungen von ABEL, JAEKEL, R. RICHTER und VERSLUYS.)
10. HUENE, F. V., Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin 1922.
11. JAEKEL, O., Verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena 1902.
12. — Der Kopf der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. 27, 1927.
13. KOKEN, F., Die Gastropoden der Trias um Hallstatt. Abh. d. k. k. geolog. Reichsanst. Wien, Bd. 17, 1893.
14. — und PERNER, J., Die Gastropoden des Baltischen Untersilurs. Mém. d. l'Acad. d. Sci. d. Russie, 8. Ser. Bd. 37, Leningrad 1925.
15. MEZ, C., Die Bedeutung der experimentellen Systematik für die stammesgeschichtliche Forschung. Leopoldina, Bd. 2, 1926.
16. — Theorien der Stammesgeschichte. Schriften d. Königsberg. Gelehrten Ges. 3. Jah. Naturwiss. Klasse, II. 4, 1926.
17. NAEGELI, C. V., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1894.
18. ROSA, D., La riduzione progressiva della variabilità e i suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie. In deutsch. Übersetz. erschienen bei Fischer in Jena, Ausführl. Inhaltsangabe im Biolog. Zentralbl. Bd. 20, 1900.
19. SALFELD, H., Kiel- und Furchenbildung auf der Schalenaußenseite der Ammonoideen in ihrer Bedeutung für die Systematik und die Festlegung der Biozonen. Zentralbl. f. Min. usw. 1921.
20. — Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonoideen. Leipzig 1924.
21. SCHINDEWOLF, O. H., Prinzipienfragen der biologischen Systematik. Paläont. Zeitschr. Bd. 9, 1927.
22. SOERGEL, W., Elephas trogontherii POHL. und Elephas antiquus FALC. Paläontogr. Bd. 60, 1912.
23. — Elephas Columbi FALC. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Elefanten und zum Entwicklungsmechanismus des Elefantengebisses. Geol. und Paläont. Abh. Bd. 18, 1921.

## C. Ontogenie und Phylogenie

### I. Historisch-kritische Vorbemerkungen

Die Phylogenie, die Stammesgeschichte, besteht nicht aus einer lückenlosen Abfolge fertiger Individuen, sondern ist dadurch unterbrochen, daß jedes Individuum als Ei auf dem Einzellens stadium beginnt. Die Phylogenie ist eine Abfolge von Ontogenesen. Nicht die Untersuchung der Stammesreihen, wie sie durch die adulten Art- und Gattungsvertreter dargestellt werden, kann sonach zu einem Verständnis der Stammesentwicklung führen, sondern einzig die Untersuchung der Stammreihen unter eingehender Berücksichtigung der Ontogenesen. Enge Beziehungen zwischen Ontogenie und Phylogenie gehen eben aus der Tatsache, daß jede Stammesreihe nur aus Ontogenesen besteht, mit solch absoluter Sicherheit hervor, daß hieran eigentlich nie gezweifelt wurde. Verschieden ist einzig die Art und Weise, in der die Beziehungen gesucht wurden.

Es sind zwei Richtungen, die sich vor allem scharf herausheben. Die eine, ältere, größtenteils noch vordarwinische Richtung (K. E. v. BAER und FR. MÜLLER) sah das primäre in der Ontogenie; die Phylogenie war nur eine Folge der einander ablösenden Ontogenien. Phylogenetische Abänderung folgt aus Modifikationen und Abänderungen der Ontogenie. Bei E. HAECKEL dagegen rückt die Phylogenie absolut in den Mittelpunkt. Sie wird beherrschend und maßgebend auch für die Ontogenie, die keine Eigenbedeutung mehr besitzt, sondern nur noch eine „Rekapitulation der Phylogenie“ darstellt (= Palingenese) und in ihrem Ablauf durch die Phylogenie bedingt ist. Phylogenetische Abänderung ist nicht die Folge einer abweichenden Ontogenese, da sie vollständig durch das Selektionsprinzip erklärt wird. Eben die Selektion greift jedoch vielfach auch fälschend in die Ontogenie ein durch Bildung von Larvenorganen usw., die im adulten Stadium wieder verschwinden (Cänogenese). Die historische Entwicklung der Auffassungen ist vor wenigen Jahren durch V. FRANZ in klarer Weise aufgezeigt worden, so daß sich ein näheres Eingehen hierauf an dieser Stelle erübrigt. In der weiteren Erörterung des „biogenetischen Grundgesetzes“ HAECKELScher Auffassung nähert sich dann FRANZ wieder der ursprünglichen Ansicht K. E. v. BAERS und FR. MÜLLERS, daß der Ontogenie das Primat zukomme und die phyletischen Änderungen aus Änderungen der Ontogenie hervor-

gehen. Das Verhältnis Ontogenie zu Phylogenie wird durch folgende vier „biometabolischen Modi“ charakterisiert:

1. Prolongation der Ontogenie über das adulte Vorfahrenstadium hinaus.
2. Abbreviation der Ontogenie gegenüber dem adulten Vorfahrenstadium (Neotenie, Epistase).
3. Ontogenetisch zunehmende Deviation (Abweichung) der Ontogenese gegenüber den entsprechenden Vorfahrenstadien (Auffassung K. E. v. BAERS).
4. Ontogenetisch (auf bestimmten Stadien) kulminierende Deviation der Ontogenese (Cänogenese-Fälle).

Aus rein theoretischen Gründen und von der Tatsache ausgehend, daß die Stammreihe nicht aus einer Aneinanderreihung adulter Individuen bestehe, sondern aus aufeinanderfolgenden Einzelontogenesen, hat auch NAEF schon früher (1917 und 1919) die gleiche Auffassung ausgesprochen, daß das biogenetische Grundgesetz in der HAECKELschen Fassung die Tatsachen nicht richtig erfasse. Ähnliche Anschauungen sind es schließlich auch, wenn GOLDSCHMIDT als Ergebnis seiner langjährigen Vererbungsforschungen feststellt, daß Verschiebungen in der Anlagefolge und Entwicklungsgeschwindigkeit der einzelnen Organe während der Ontogenie die Ursache der Artenbildung und der Entwicklung überhaupt darstellten. Klarste und eindeutigste Konsequenz aus einer solchen Grundauffassung stellt das von J. W. HARMS aufgestellte Arbeitsprogramm dar, das sich die Erforschung des gesamten Individualzyklus — vom Ei bis zum Tode — zum Ziel setzt. „Das Individuum als Ganzheit ist eben der Individualzyklus. Diesen Gesamtzyklus fassen wir als elementare Einheit der tierischen und pflanzlichen Lebensäußerung, um zu erschließen, welche prospektiven Potenzen in ihnen bei veränderten Umwelt- und Innenwelteinflüssen liegen.“

Schon diese kurzen Andeutungen lassen erkennen, daß sich die Biologie in der Frage Ontogenie—Phylogenie mehr und mehr wieder der Erkenntnis zuwendet, daß primäre Grundlage alles organischen Geschehens die Ontogenie ist und daß Phylogenie, wenn überhaupt, dann nur von hier aus und als Folge der Ontogenie erfaßbar ist. Gleiche Erkenntnis liegt ja letzten Endes auch der experimentellen Entwicklungs- und Vererbungslehre der modernen Zoologie zugrunde, wenn auch nicht so klar erkannt, wie in den angeführten Fällen.

Ganz anders in der Paläontologie. Hier wo naturgemäß — genau wie in der Zeit HAECKELS — die morphologische Erforschung der Phylogenie weitgehend noch Hauptziel ist, wo zudem die Ontogenie in vielen Fällen überhaupt nicht erfassbar ist, ist das biogenetische Grundgesetz HAECKELS im wesentlichen ohne Diskussion hingenommen worden und auch heute noch im wesentlichen voll anerkannt. So werden — um ein ganz modernes Beispiel anzuführen — nach O. ABEL „vielleicht . . . . auch die Erscheinungen des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes auf diesem Wege“ — es handelt sich um das biologische Trägheitsgesetz — „leichter verständlich werden“. Oder die Untersuchungen WEDEKINDS über die devonischen Korallen, die im Prinzip auf der Voraussetzung des biogenetischen Grundgesetzes beruhen. Die Erörterungen H. SCHMIDTS über Bradymorphie und Tachymorphie in der ontogenetischen Entwicklung bei Goniatiten nehmen das biogenetische Grundgesetz als gegebene feste Tatsache zur Voraussetzung. JAEKEL und SCHINDEWOLF waren wohl die einzigen, die von paläontologischer Seite aus und auf paläontologischer Grundlage versuchten, zur Klärung der Fragestellung Ontogenie—Phylogenie beizutragen.

JAEKEL ging dabei von dem Begriff der Caenogenese aus, der ein „Sammelbegriff ganz heterogener Erscheinungen“ sein soll. So werden zunächst die Erscheinungen von der Caenogenese abgegliedert, die JAEKEL als Parachronismen zusammenfaßt; diese sollen dadurch charakterisiert sein, daß die Anlage und Ausbildung einzelner Organe in der Ontogenie zeitliche Verschiebung erfahren hat, und zwar kann es sich dabei um eine Beschleunigung der Anlage handeln, in welchem Fall wir eine „Proteronie“, oder um eine Verzögerung, in welchem Fall wir eine „Hysteronie“ vor uns hätten. In beiden Fällen ist die phyletische Rekapitulation der Ontogenie naturgemäß stark gestört. Ähnliche Beobachtungen sind auch schon früher (1898) in klarer Weise und systematisch durch reiches Tatsachenmaterial belegt, durch MEHNERT zusammengestellt worden, und zwar werden bei der Anlage der einzelnen Organe einerseits eine Abbreviation und Retardation (also Abkürzung und Verzögerung in der Organausbildung; der Ausdruck Abbreviation bedeutet somit hier etwas ganz anderes als oben bei FRANZ, wo eine Abkürzung der Gesamtontogenie dadurch bezeichnet war) und andererseits eine Acceleration und Prolongation (d. h. also Entwicklungsbeschleunigung und Wachs-

tumssteigerung bei der Ausbildung des betreffenden Organs) unterschieden. Dabei erkennt MEHNERT die sehr bedeutungsvolle Gesetzmäßigkeit, die JAECKEL nur ganz nebenbei und nur andeutungsweise erwähnt, daß Abbreviation und Retardation stets auftreten bei Organen, die in phyletischer Rückbildung begriffen sind, während Acceleration und Prolongation ebenso charakteristisch sind für Organe, die eine aufsteigende Entwicklung durchmachen. Auf Grund dieser Tatsachen formuliert MEHNERT sein „Grundgesetz der Organogenese“: „Die Schnelligkeit des ontogenetischen Entfaltungswachstumsprozesses eines Organs ist proportional seiner zur Zeit eingehaltenen Entwicklungshöhe“. Daraus resultiert, daß „ein Embryo aus nebeneinander gelagerten phyletisch jungen und phyletisch älteren Organstufen besteht, je nachdem ob die einzelne Organogenese mehr oder weniger acceleriert oder mehr oder weniger retardiert ist“. Und in diesem Zusammenhang ist auch an die schon früher zitierte, inhaltsreiche Mitteilung DÖDERLEINS von 1888 zu erinnern, worin das biologische Beharrungsvermögen darauf zurückgeführt wird, daß die grundsätzlichen und wichtigen Anpassungsmerkmale in jeder nächstfolgenden Ontogenie mit ihrer ersten Anlage weiter zurückverlegt werden und infolgedessen im Ablauf der Ontogenie eine längere Entwicklung durchmachen, so daß zwangsläufig durch fortschreitendes Wachstum des betreffenden Anpassungsmerkmals das Optimum der Zweckmäßigkeit überschritten wird, — im Prinzip das gleiche, was MEHNERT als Acceleration und Prolongation, und was JAECKEL als Proteronie bezeichnet.

Daraus ergibt sich, daß die von JAECKEL als Parachronismen zusammengefaßten Erscheinungen in Wirklichkeit in den Bereich des Palingenetischen gehören, nicht, wie es nach JAECKEL scheint, als Sonderfall der Caenogenese zu betrachten sind. Obwohl die Tatsachen als solche schon wesentlich früher bekannt waren, seien sie doch unter dem Begriff der Parachronismen zusammengefaßt, wobei aber innerhalb der Parachronismen zweckmäßigerweise nach dem Schema MEHNERT'S die Einzelfälle unterschieden werden.

Von ebenfalls sehr grundsätzlicher Bedeutung sind Vorgänge, die JAECKEL von der Caenogenese i. e. S. unterscheidet und als Metakinese bezeichnet. Organe von lebenswichtiger Bedeutung, die bei den Vorfahren in voller Funktion standen und keinerlei



Anzeichen irgendwelcher Funktionsverminderung zeigen, verschwinden und an deren Stelle treten andere Organe, die die vollkommen gleiche Funktion ausüben. In klarer Weise zeigt sich dieses Verhältnis bei dem Ersatz des Urmundes durch den endgültigen Mund, wie er bei sämtlichen Deuterostomiern statthat. Es ist offensichtlich, daß die Bildung des endgültigen Mundes ein Vorgang früh ontogenetischer Stadien sein muß, daß ein Verlust des Urmundes und sein Ersatz im adulten Lebensstadium nie einsetzen konnte. Ähnliches liegt zweifellos — wie schon oben kurz angedeutet — bei der Umstellung des ursprünglich metameren Molluskenkörpers entsprechend der Schale vor. Es sind also Umgestaltungen während der Ontogenie, die von ausschlaggebender Bedeutung für die weitere Phylogenie sind. Man könnte solche metakinetische Vorgänge natürlich auch unter die Caenogenese einreihen, wie es tatsächlich z. B. auch K. HEIDER hinsichtlich der Urmundfrage tut. Aber es scheint mir doch eine solche Erweiterung des Caenogenese-Begriffes, der nur auf larvale Neubildungen geprägt ist, nicht statthaft zu sein.

Weitere von JAECKEL eingeführte Begriffe, wie Hypogenismus fallen unter den Begriff der Caenogenese i. e. S. oder Myogenie unter den Begriff der Parachronismen.

Wenn somit JAECKEL — vorwiegend von Echinodermen und Vertebraten ausgehend — das biogenetische Grundgesetz in seinen wesentlichen Zügen anerkennt, wengleich er vor einer allzu formalen Anwendung desselben warnt, so wird doch der Erscheinungskomplex der Palingenese durch die scharfe Formulierung der Parachronismen zwar nicht geklärt, aber doch begrifflich schärfer gefaßt und schließlich wird in beschränktem Maße durch die Metakinese eine unmittelbare Beeinflussung der Phylogenie durch die Ontogenie festgestellt. Wesentlich weiter geht SCHINDEWOLF. In sehr enger Anlehnung an FRANZ wird die Palingenese besprochen, von der Vorstellung aus, „daß das Primäre und Konkrete die Ontogenie ist und alle phylogenetischen Abänderungen ontogenetisch entstehen. Also: nicht die Phylogenie bedingt die Ontogenie, sondern umgekehrt, die Ontogenie schafft die Phylogenie“. Diese Auffassung wird dann noch weiterhin bestätigt und bekräftigt durch die „Proterogenese“ — die Caenogenese wird als Spezialfall der Palingenese untergeordnet —. Die Proterogenese soll darin bestehen, „daß bereits auf sehr frühen ontogenetischen Stadien Bildungen und Merkmale in den individuellen Entwicklungsgang

einer Form eingeführt werden, die in der ihr vorausgehenden Stammesentwicklung noch nicht vorlagen, sondern etwas vollkommen Neues darstellen . . . . . In der Folge . . . greifen alsdann die neuen Merkmale . . . . immer weiter auf die Altersstadien über. . . . Die frühen Jugendstadien einer am Beginn dieses Entwicklungsganges stehenden Form . . . . antezipieren die zukünftige Stammesentwicklung“.

Dieser von SCHINDEWOLF neu eingeführte Begriff der Proterogenese deckt sich — wie ohne weiteres ersichtlich ist — inhaltlich weitgehend, nicht ganz, mit dem, was JAECKEL als Metakinese bezeichnet hat. Ich möchte nicht allein aus Prioritäts-, sondern auch aus sachlichen Gründen, die später zu erörtern sein werden — Proterogenese verhält sich zu Metakinese ganz ähnlich wie der Begriff der „fehlgeschlagenen Anpassungen“ zu dem Begriff der „inadaptiven Typenbildung“ — an dem JAECKELschen Ausdruck festhalten, der dann den gesamten Tatsachenkomplex umschreiben würde, daß neue Organisationsmerkmale zuerst nicht im adulten, sondern auf früh ontogenetischen Stadien erscheinen. Proterogenese mag als Spezialfall der Metakinese für solche Fälle beibehalten werden, wie sie SCHINDEWOLF im Auge hatte, bei denen das neue Merkmal zunächst auf die Jugendstadien beschränkt bleibt und erst allmählich sich auf die adulten Stadien ausbreitet.

Wir erkennen, daß auch in der Paläontologie — wie schon länger in der Biologie — eine Strömung einsetzt, die der Ontogenie das Primat vor der Phylogenie zuerkennt; daß in der Biologie, wie in der Paläontologie letzten Endes zwei grundsätzlich verschiedene Erscheinungsformen der Ontogenie festgestellt wurden:

1. die palingenetische, der auch die Caenogenese untergeordnet ist,
2. die metakinetische, die in der Biologie begrifflich mit der Caenogenese zusammengeworfen wurde.

Im folgenden seien diese beiden Erscheinungsformen in ihren Beziehungen zu den Erscheinungsformen der Phylogenie betrachtet.

## 2. Metakinese und das Problem der sprunghaften Typenneubildung während der Phase der explosiven Entwicklung

Metakinetisch verläuft die Umbildung des *Orthoceras*-Typus in den *Nautilus*-Typ; denn die Einrollung erfolgt bei *Lituites* im Untersilur zuerst in den Jugendstadien der Schale, ohne zunächst

die älteren Entwicklungsstadien zu betreffen. Bei *Ophidioceras* greift der eingerollte Schalenteil schon wesentlich weiter auf die Altersstadien über, aber die zuletzt gebildeten Schalentteile bleiben auch hier noch gestreckt. Erst bei *Nautilus* ist die Entwicklung abgeschlossen, indem die ganze Schale eingerollt ist. Der umgekehrte Weg, daß die Umgestaltung der Schale erst in späteren Stadien erfolgt, während die ersten Schalentteile noch gestreckt bleiben, würde zu Formen führen, die nicht lebensfähig sind, wie sie tatsächlich auch nicht vorhanden sind; allenfalls könnte man den *Cyrtoceras*- oder den *Trochoceras*-Typus hier erwähnen. Die Innenwindungen aber — und das ist das Wesentliche — sind in diesen Fällen nicht eingerollt. Dieser auf den ersten Blick befremdliche Entwicklungsgang ist ohne weiteres verständlich, wenn in Betracht gezogen wird, daß das adulte *Orthoceras* eine benthonische Kriechform mit wohl entwickeltem Kriechfuß war, während seine ersten Entwicklungsstadien als *Trochophora*- bzw. *Veliger*-larve pelagisch lebten. Die Umstellung zum nektonischen *Nautilus*- oder *Ammonoideen*-Typus konnte nur von diesen pelagischen Larvenstadien aus erfolgen. Nur eine Umstellung der Ontogenese, der Organentfaltung vom *Trochophora*-Stadium aus, konnte zur Umbildung des Kriechfußes zu Tentakeln und zum Trichter führen; nicht aber kann das benthonische *Orthoceras* seinen Kriechfuß unter Funktionswechsel über ein Stadium hinweg, in dem naturgemäß der Fuß weder als Kriechorgan noch als Schwimmorgan funktionsfähig war, umbilden; und ein solches Stadium wäre in diesem Fall notwendig vorauszusetzen.

Metakinetisch ist die Asymmetrie und die ChIAstoneurie, sowie die Verschiebung der Kiemen nach vorne bei den primitiven Gastropoden eingetreten; denn nur auf früh ontogenetischen Stadien, in denen diese Organe angelegt und entfaltet wurden, konnten solche grundsätzlichen Umstellungen erfolgen, nie aber am erwachsenen Tier. Ebenso konnte die sekundär durch Konzentration der Ganglien bedingte Orthoneurie der Opisthobranchier nur durch eine auf früh ontogenetischen Stadien einsetzende Umstellung in der Entfaltung des Nervensystems entstehen.

Metakinetisch, von früh ontogenetischen Stadien ausgehend, setzte die Heteronomie des Eucrustaceenkörpers ein: denn nicht der anneloid homonome, benthonische Trilobitenkörper konnte durch Bildung eines Karapax, durch Reduktion der Abdominalextrimitäten und Umgestaltung des zweiten Kopfeextrimitätenpaares zu

einer Ruderantenne eine allmähliche Anpassung an pelagische Lebensweise und damit auf den Eucrustaceen-Typus hin, hervorbringen: diese Umgestaltung ist nur vorstellbar in der Weise, daß frühe, pelagische Larvenstadien durch Beibehaltung der pelagisch nektonischen Lebensweise die einzelnen Organe in grundsätzlich anderer Weise entfalteten. Wie dann auch später auf dem Entwicklungsstadium der Dekapoden die Eucyphiden aus den Palinuren nicht durch allmähliche Anpassung der benthonischen Palinuren an pelagische Lebensweise entstanden sein können, sondern nur dadurch, daß von einem pelagischen Mysis- oder Vormysis-Stadium aus die Ontogenie abgewandelt wurde; und wie die karapaxlosen Arthrostraken aus den Malakostraken nur in der Weise entstanden sein können, daß die Karapaxbildung während der Ontogenie auf einem bestimmten Stadium gehemmt blieb.

Nur durch eine grundsätzliche Umstellung auf früh ontogenetischen Stadien — also durch metakinetische Abwandlung der Ontogenie — können die deuterostomen Vertebraten aus protostomen Anneliden hervorgegangen sein, wie schon JAECKEL zeigte. Das gleiche gilt m. m. für die deuterostomen Echinodermen. Nicht eine allmähliche Umstellung der Wirbelsäule von den adulten Lebensstadien ausgehend, konnte aus der embolomeren Wirbelsäule die statisch sich so grundsätzlich verschieden verhaltende gastrozentrale Wirbelsäule hervorbringen, sondern nur eine auf früh ontogenetischen Stadien, — auf denen vermutlich die späteren statischen Bedürfnisse noch gar nicht gegeben waren — einsetzende, der ontogenetischen Entwicklung der Wirbelsäule parallel gehende Umstellung konnte zu der andersartigen Verteilung der Verknöcherungszentren führen, wie auch die notozentrale, die rhachitomstereospundyle und die pseudozentrale Wirbelsäule nur metakinetisch entstanden sein kann.

Nur eine von früh ontogenetischen Stadien an einsetzende Verschiebung der Anlagezeiten und Entwicklungsgeschwindigkeiten der einzelnen Knochenzentren konnte die Umbildung des Dentale und des Kieferstiels vom reptiloiden zum mammaloiden Typus bedingen — schon GOLDSCHMIDT hat hierauf einmal hingewiesen —; unverständlich wäre die grundsätzliche Funktionsänderung des Kieferstiels, wenn diese Entwicklung von adulten Lebensstadien durch allmähliche Anpassung erfolgt sein sollte. Ähnlich kann auch die Umbildung des Beckens vom reptiloiden zum ornithoiden Stadium nicht durch allmähliche Umbildung des ausgebildeten

fertigen Beckens, sondern nur durch Verschiebungen innerhalb der ontogenetischen Entfaltung desselben bedingt sein: das Becken des ausgewachsenen Tieres ist ausnahmslos entweder reptiloid — wie z. B. bei den Saurischiern — oder ornithoid — wie bei den Ornithischiern, Pterosauriern usw. —. Deshalb kann es auch in keiner Weise verwunderlich sein, daß nirgends und nie hinsichtlich der Beckenentwicklung Übergangsformen zwischen Saurischiern und Ornithischiern gefunden worden sind. Auch der in jeder Hinsicht noch primitiv pseudosuchoide Züge tragende *Erythrochampsä*, besitzt ein wohl ausgebildetes ornithoides Becken.

Schon aus diesen wenigen Beispielen — sie ließen sich leicht beliebig vermehren — läßt sich erkennen, daß die metakinetische Form der ontogenetischen Entwicklung die typische Entwicklungsform während der Phase der explosiven Entfaltung darstellt; sämtliche Beispiele gehören ja dieser Phase phylogenetischer Entfaltung an; auf der andern Seite ist es unmöglich, Fälle metakinetischer Umstellung in orthogenetischen Reihen nachzuweisen. Aus diesem Befund erklärt sich die schon oben festgestellte Tatsache, daß in der Phase explosiver Entfaltung die Typenbildung sprunghaft erfolgt. D. h. wir erkennen nunmehr, daß die Sprunghaftigkeit in Wirklichkeit nur vorgetäuscht wird dadurch, daß wir jeweils nur die adulten, wesentlich differierenden Entwicklungsstadien kennen, aber fast nie die vollständige Ontogenie, durch die ein fluktuierender Übergang geschaffen würde.

Welche Ursachen liegen einer metakinetischen Umstellung der Ontogenie zugrunde? Zunächst ist als Voraussetzung festzustellen, daß in all den Fällen, in denen metakinetische Vorgänge statthaben, die Ontogenie nicht determiniert abläuft, daß diese vielmehr noch plastisch, noch labil ist. D. h. in all den Punkten, hinsichtlich deren die Ontogenie nicht determiniert abläuft, ist sie reaktionsfähig auf Einflüsse der Umwelt. Sie kann in diesen Punkten in der Ausgestaltung der Organe von der Ontogenie der Elternindividuen abweichen, andere Wege einschlagen.

Die Frage ist also letzten Endes die: was kann Anlaß dazu geben, daß eine nicht determinierte Ontogenie gegebenenfalls neue und abweichende Wege in der Organentfaltung einschlägt?

Schon oben bei der Erörterung der sprunghaften Typenneubildung wurden lamareckistische Vorstellungen abgelehnt, da es sich

zeigte, daß der Form durchaus das Primat vor der Funktion zukomme. Die vorliegenden Beispiele metakinetischer Umformung machen auf den ersten Blick aber doch, wenigstens teilweise, eine lamarckistische Erklärung wahrscheinlich. Denn es ist doch Anpassung an bipede Gangart oder richtiger Reaktion auf die statischen Verhältnisse, die durch eine solche gegeben sind, wenn die Jugendstadien der Ornithischier ihr Pubis nach hinten verlagern, eine Verlagerung, wie sie bekanntlich die Vögel in frühen Jugendstadien auch heute noch durchmachen. Aber weshalb haben dann die Jugendformen der nahe verwandten und ebenso einseitig — und im Lauf der Entwicklung sogar konsequenter — biped angepaßten Saurischier auf die gleichen statischen Verhältnisse nicht ebenso reagiert? Die Saurischier und die als Vorfahren derselben und der Ornithischier zu betrachtenden, ebenfalls größtenteils bipeden Pseudosuchier waren doch auch „angepaßt“, ohne daß aber so grundsätzliche Abwandlungen in der Ontogenie des Beckens auftraten. Und auf der andern Seite ist bei *Erythrochampsia* und den Krokodiliern die genau gleiche Abwandlung des Beckens wie bei den Ornithischiern erfolgt: die bipede Gangart kann aber hier nur eine ganz kurz vorübergehende Episode in der Entwicklung gewesen sein; in diesem letzteren Fall also eine sofortige Abwandlung, die trotz späterhin fehlender entsprechender Reize festgehalten wurde, bei den Saurischiern eine Fortdauer derselben Reize von der Trias bis in die obere Kreide, ohne daß eine entsprechende Abwandlung hervorgerufen wurde. Mit dem Begriff der Anpassung sind solche Befunde nicht vereinbar: denn da es sich durchweg um Abkömmlinge derselben Gruppe, der Pseudosuchier, handelt, wäre die einzig mögliche Folge die, daß gleiche Reize sich auch in gleicher Weise auswirken.

Die Einrollung der Orthocerasschale wirkt im Endeffekt als „Anpassung“ an nektonische Lebensweise, aber weshalb erfolgte sie dann zuerst auf frühen Jugendstadien, wo infolge der noch in geringer Anzahl vorhandenen Luftkammern der Schalenauftrieb noch relativ gering war, während die späteren ontogenetischen Stadien von *Lituites* wieder den vom Standpunkt nektonischer Lebensweise aus gesehen „unzweckmäßigen“ *Orthoceras*-Typus zeigen? Welche „Anpassung“ veranlaßt die Eucrustaceen den normalen Gang der Ontogenie durch Beibehaltung der larvalen pelagischen Lebensweise abzuwandeln, während die Trilobiten daran festhalten, die doch auch angepaßt sind? Ist es eine befriedigende Erklärung,

wenn wir Vorhandensein eines „Schutzbedürfnisses“ für genügend erachten dafür, daß eine Molluskenschale gebildet wird? Weshalb wirkte nur bei den anneloiden Typen, die zu den Mollusken führten, dieses Schutzbedürfnis, nicht aber bei den Anneliden, die Anneliden blieben?

Und schließlich vollends die proterogenetische Form der Metakinese, wie sie durch SCHINDEWOLF geschildert wurde. Wenn tatsächlich Anpassung der bewirkende Faktor wäre, so müßte doch ein als Anpassung in frühen Jugendstadien auftretendes Merkmal notwendigerweise in den Altersstadien stärker ausgeprägt sein, anstatt zu verschwinden und erst im Verlaufe weiterer phylogenetischer Entwicklung allmählich auf die Altersstadien sich auszu dehnen. Ebenso offensichtlich scheidet jeder lamarckistische Erklärungsversuch einer metakinetischen Umbildung in all den Fällen aus, wo die Ontogenie in einer Eihülle geschützt oder im Mutterleib verläuft, wo die einzelnen Organe als solche noch gar nicht in Funktion treten können.

Auch unter Berücksichtigung der metakinetischen Vorgänge, die die sprunghafte Typenneubildung in der Phase der explosiven Entwicklung bedingen, ist eine Erklärungsweise derselben im Sinne LAMARCKS durch direkte Anpassung auszuschließen. Die Ursachen können entweder einzig im Organismus selbst liegen oder aber in den Einflüssen der Umwelt. Vollständige Eigengesetzlichkeit des Organismus ist auszuschließen, da sich ausnahmslos eine enge Beziehung zwischen Umwelt, Lebensweise und Organisation beobachten läßt, so daß unmittelbare gegenseitige Beeinflussung eine notwendige Annahme ist. Es sind daher nur die Einflüsse der Umwelt in ihrer Bedeutung für die Abwandlung der Ontogenie in Betracht zu ziehen. (Daß daneben auch eine gewisse Eigengesetzlichkeit des Organismus wirksam ist, wird sich später noch ergeben.)

Daß nun tatsächlich reine Umweltseinflüsse die Ontogenie wesentlich beeinflussen und modifizieren können, ist bekannt, insbesondere seit es gelungen ist, den Axolotl als persistierende, neotenische Larve zu erkennen. Jodgehalt bzw. Jodmangel in der Nahrung hat einen starken und ausschlaggebenden Einfluß auf die Metamorphose bei den Amphibien, wie eben durch den Axolotl und weitere Versuche an Anuren bekannt ist. Bei Säugetieren kann Jodmangel zu Ossifikationshemmungen führen. Zum gleichen Ergebnis kann die Lebensweise im Wasser führen, wie NOPCSA

gezeigt hat, da infolge der Wasserdurchlässigkeit der Haut bei wasserlebenden Formen der Wasserhaushalt des Körpers Störungen unterliegt. Das sind alles zunächst abnorme, pathologische Erscheinungen, aber es ist leicht vorstellbar, daß auf dem Wege einer derartig erzwungenen Ossifikationsverzögerung das Skelett grundsätzliche Umstellungen im Lauf der Ontogenie erfährt, daß z. B. Deckknochen, die von derartigen Ossifikationshemmungen nicht betroffen werden, im Gegensatz zu den Knorpelknochen, neue Funktionen übernehmen, die vorher bestimmten Knorpelknochen zukamen, so daß letzten Endes eine grundsätzliche Verschiebung der Anlagezeiten resultiert. So, um nur ein Beispiel anzuführen: die vorherrschende Bedeutung des Dentale als Unterkieferknochen bei theromorphen Reptilien und bei den Säugetieren und die Ausschaltung des Kieferstiels aus dem Unterkiefer kann nur so zustande gekommen sein, daß die Knorpelknochen des Kieferstiels in der Entwicklung gehemmt blieben, und damit auch die zugehörigen Deckknochen, während das Dentale sich normal entwickelte, also eine Verschiebung der Anlagezeit und Entwicklungsgeschwindigkeit zuungunsten der Knorpelknochen, wie das ja bei den durch Stoffwechselstörungen bedingten Ossifikationshemmungen der Fall ist. Die Theromorphen, bei denen diese zu den Säugetieren führende Entwicklung einsetzt, sind aber ausgesprochene Pflanzenfresser. Sollte diese Verschiebung auf eine durch die Pflanzennahrung bedingte Veränderung des Stoffwechsels zurückgehen? Bemerkenswerterweise zeigen die Ornithischier, die ja ebenfalls Pflanzenfresser sind, eine ähnliche, wenn auch weniger extreme Umbildung des Unterkiefers. Eine Verzögerung der endgültigen Verknöcherung könnte auch die Ursache sein, daß bei den pflanzenfressenden Ornithischiern das Becken sich umbildete, während es bei den carnivoren Saurischiern den ursprünglichen Typus behielt.

Es sind zwar offene Fragen, aber was wir heute von der Umstimmungsmöglichkeit der ontogenetischen Entwicklung bei Vertebraten wissen, was NOPCSA in verschiedenen anregenden Untersuchungen an Einzelbeispielen gezeigt hat, erlaubt doch die Feststellung, daß äußere Einflüsse, vollkommen unabhängig von Anpassung und ähnlichen Vorgängen, während der Ontogenie grundsätzliche Umstellungen und Neubildungen hervorrufen können, die sekundär Anpassungswert erhalten können, aber nicht müssen (inadaptive Typen neu-



bildung!). So hat auch GOEBEL in vollständiger Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen schon früher nachgewiesen, daß kleistogame Blüten nicht als Anpassung entstehen, sondern durch bestimmte Reizwirkung hervorgerufen werden, die aber in keinerlei Zusammenhang zu der Funktion der kleistogamen Blüten steht. So muß man auch die Möglichkeit ins Auge fassen, daß eine Steigerung des Kalkgehalts des Meerwassers zu Beginn des Silur (plötzliches Auftreten weit verbreiteter Kalksedimente) den Stoffwechsel der Wirbellosen dahin beeinflusste, daß der Körper Kalk auszuschcheiden gezwungen war — man denke an die Beziehungen von Atmungsvorgang und Kalziumkarbonat, wie sie die Untersuchungen SCHLIEPERS andeuten —, so daß sich Kalkschalen bildeten, die sekundär dann Anpassungswert bekamen. Es sei an die auffallende Tatsache erinnert, daß in der reichen kambrischen Fauna, gerade die Formen, die durch Kalkskelette am besten fossil erhaltungsfähig sind, stark zurücktreten, daß mit dem Silur plötzlich in den verschiedensten Gruppen sich kräftige Kalkskelette bildeten, so bei den Korallen; bei den Brachiopoden werden vom Silur an Kalkschalen vorherrschend, während im Kambrium fast nur Hornschalen auftreten. Die Mollusken werden erst vom Silur an bedeutungsvoll und die kambrische *Volborthella* besaß noch keine Kalkschale usw.

Einflüsse der Umwelt sind es, die vermutlich über den Weg von Stoffwechseländerungen, im Falle nicht determinierter Ontogenie, diese grundsätzlich umstimmen können und dadurch zu sprunghafter Typenneubildung und zu explosiver Entwicklung führen können. Ob die Art, wie der Organismus in seiner Organentfaltung auf solche Umweltseinflüsse reagiert, zu lebensfähigen und anpassungsfähigen Typen führt und welcher Art die Anpassungsrichtung ist, die durch eine solche Reaktion notwendig gemacht wird, entscheidet erst die weitere Entwicklung. Die gekammerte Schale der Cephalopoden entstand nicht, damit diese sich zu Schwimmtieren entwickeln können, sondern dieser Schalentypus entstand entsprechend den Anlagen der Stammform und den Reizen, die eine Schalenbildung überhaupt veranlaßten; alles weitere ist sekundär.

Hieraus erhellt nun auch, weshalb oben der Ausdruck Metakinese dem Ausdruck Proterogenese vorgezogen wurde: es handelt sich ja nicht um eine Abwandlung der Ontogenie im Hinblick auf

eine weitere Entwicklung und Anpassung, sondern es handelt sich um eine „zufällige“ — der Ausdruck zufällig ist nicht korrekt, er entspricht nur dem derzeitigen Kenntnisstand, der es noch nicht erlaubt, die Gesetzmäßigkeit festzulegen, nach der die Organismen auf bestimmte Reize reagieren — Umstellung der Ontogenie, die möglicherweise zu einer weiteren Entwicklung führt. Dabei müssen wir aber zweifellos damit rechnen, daß solche Fälle in Wirklichkeit relativ gering sind, daß viele Metakinesen nicht allein keine adaptive, sondern sogar eine auch nicht lebensfähige Typen-neubildung hervorbringen.

### 3. Palingenese und das Problem der orthogenetischen Weiterbildung

Palingenese bedeutet, daß das Individuum die Ontogenese des Elterntieres wiederholt, d. h. daß in jeder nächstfolgenden Generation auf dem gleichen Wege jeweils das gleiche Endstadium erreicht wird. Ein neuer Anpassungstypus kann somit nicht palinogenetisch, sondern nur metakinetisch entstehen. Die Ontogenie verläuft bei der Palingenese in festen Bahnen. Wenn bei Amphibienextremitäten in frühen Entwicklungsstadien die Nerven abgetötet werden, so daß die Extremitäten ihre Funktion nicht auszuüben vermögen, so entwickeln sie sich trotzdem in Muskulatur, Knochengerüst usw. normal, nur daß sie wegen ungenügender — unmittelbar aus der Funktionslosigkeit folgender — Ernährung in der Größe etwas zurückbleiben (V. HAMBURGER). Dieser Befund — zahlreiche ähnliche ließen sich wohl leicht anführen — besagt, daß die ontogenetische Entfaltung unbedingt und unabhängig vom späteren Gebrauch abläuft in der gleichen Weise, wie sie bei dem Elternindividuum abgelaufen ist. Das gleiche gilt für die Uterusentwicklung des Säugetieres, die Eientwicklung des Vogels und Reptils; eine Beeinflussung der Ontogenie ist in diesem Fall nur möglich durch eine Stoffwechselstörung beim Muttertier während der Embryonal-, bzw. der Eientwicklung, während die Ontogenie normalerweise absolut rekapitulierend verlaufen muß. Individuelle Züge treten daher erst vom Moment des Ausschlüpfens, bzw. der Geburt an auf.

Palingenese — unbedingte und unveränderte Wiederholung der Ontogenie durch die Generationenfolge durch — findet damit unter allen Umständen dann statt, wenn die Ontogenie vollkommen determiniert abläuft, d. h. wenn keine Beeinflussung der Ontogenie

durch äußere Einflüsse mehr möglich ist. Derartige Formen sind experimentell nachgewiesen, es sind die als zellkonstant festgestellten Formengruppen, z. B. Rotatorien, Nematoden, Ctenophoren u. a.

Palingenese findet aber auch bei nicht unbedingter Determinierung der Ontogenie statt und zwar als deren normale Form. So zeigt der menschliche Calcaneus eine normal palingenetische Entwicklung in all den Fällen, wo die normal menschliche Gangart statthat; ist das nicht der Fall — die speziellen Gründe hierfür sind gleichgültig — und liegt infolge andersartiger Gangart keine entsprechende Funktionsbeanspruchung vor, so entwickelt sich der Calcaneus in ähnlicher Weise, wie bei den Menschenaffen. „Das Artspezifische . . . liegt in der ethologischen Einstellung des Gesamtorganismus, die offenbar nur eine ganz allgemeine Reaktion bedingt und ein einzelnes Merkmal erst in korrelativer Gebundenheit zur Ausbildung gelangen läßt“ (WEIDENREICH). In ähnlicher Weise verläuft die Entwicklung des Axolotl normalerweise palingenetisch, durch bestimmte Einflüsse kann aber dieselbe über das Axolotlstadium hinaus verlängert werden; umgekehrt wäre denkbar, daß durch bestimmte Reize die normal palingenetische Wiederholung des Individualzyklus bei Anuren durch Hemmung auf einem Axolotl-ähnlichen Stadium abgewandelt werden könnte. Durch bestimmte Beeinflussung gelang es HARMS, die unter normalen Umständen absolut palingenetisch verlaufende Entwicklung von *Periophthalmus* dahin abzuwandeln, daß eine stärkere Anpassung an terrestrische Lebensweise erreicht wurde.

Das alles entspricht durchaus der allgemeinen vererbungstheoretischen Gegebenheit, daß jede Ontogenie unter normalen Umständen das hervorbringt, was die Eltern waren, auch wenn keine unbedingte Determinierung besteht, eine Gesetzmäßigkeit, die sich vorläufig nicht beweisen, sondern nur feststellen läßt. Abweichungen von dem normalen Gang treten bei nicht determinierter Ontogenie nur in den besonderen Fällen auf, in denen eine Veränderung der Umweltsverhältnisse Reize und Stoffwechselstörungen hervorruft, die zu einer metakinetischen Umstellung der Ontogenie führen. Daher fallen denn auch die Phasen der explosiven Entwicklung jeweils zusammen mit großen geologischen Ereignissen, wie das an anderer Stelle vom Verfasser schon für die Dekapoden gezeigt wurde (Parallelität der Transgressionsphasen mit den Entfaltungsphasen), wie auch die Tetrapoden gleichzeitig

mit der Regressionsphase an der Wende Silur-Devon entstehen und ihre Hauptenfaltung in die variszische Gebirgsbildung fällt; die gleiche Parallelität mit den Transgressionsphasen besteht bei der Entfaltung der Gehäuscephalopoden usw.

Sofern nun die Einflüsse, die in bestimmten Fällen zu einer metakinetischen Umstellung führten — überflüssig, zu bemerken, daß eine Umstellung stets nur im Rahmen des Gegebenen, d. h. des vorliegenden Ausgangstypus erfolgen kann —, bestehen bleiben, und sie werden das normalerweise, da ja die Metakinese schon einen den neuen Einflüssen — eventuell der andern dadurch bedingten Lebensweise — entsprechenden Organismus hervorgebracht hat, der eine ihm adäquate Umwelt sucht, so wird die neue Form der Ontogenie weiterhin palingenetisch wiederholt werden. D. h. nachdem durch die Metakinese ein Typus hervorgebracht ist, ist gleichzeitig dadurch der Typus im allgemeinsten Rahmen festgelegt; seine Weiterbildung erfolgt orthogenetisch. Grundtypus der Orthogenese ist somit die palingenetische Form der Ontogenie.

Außer der Festhaltung des Typus selber während der orthogenetischen Entwicklung konnten wir oben für die Orthogenese als charakteristisch feststellen:

1. eine Weiterbildung des Typus, indem derselbe nicht stehen bleibt, sondern sich in der durch die Form gegebenen Anpassungsrichtung weiterentwickelt,
2. eine fortschreitende Einengung der Evolutionsbreite, eine kontinuierlich sich steigernde Formgebundenheit.

Zum ersten Punkte ist zu bemerken: Jeder metakinetisch entstandene neue Formtypus schreibt eine bestimmte Lebensweise vor, wie aus den vorhergehenden Kapiteln zur Genüge hervorgeht. All die Merkmale nun, die sich als für die neue Lebensweise bedeutungsvoll erweisen, werden naturgemäß im Verlauf des Lebens eine Stärkung erfahren, wie aus so zahlreichen Beispielen bekannt ist, daß die Erwähnung genügt. Auf der andern Seite werden solche Organe atrophiert werden, die sich als bedeutungslos erweisen. Diese Verstärkung einer- und Atrophierung andererseits wird sich bei jedem folgenden Individualzyklus in der gleichen Weise wiederholen — „ethologische Einstellung des Gesamtorganismus“ — und muß so zu einer allmählichen charakteristischen Verschiebung in den Anlagezeiten und Entwicklungsgeschwindigkeiten während der Ontogenie führen, wie das schon DÖDERLEIN

vermutete (Parachronismen JAEKELS, Acceleration und Retardation MEHNERTS, auch GOLDSCHMIDTS „Physiologische Theorie der Vererbung“ ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung)\*). Da notwendigerweise derartige Verschiebungen, die ja letzten Endes einzig auf Hypertrophierung, bzw. Atrophierung bestimmter Organe beruhen, sich im inneren Stoffwechsel ausdrücken müssen, dieser also eine entsprechende Verschiebung erfährt, muß die eingeschlagene Richtung im Lauf der Zeit sich im Stoffwechsel stabilisieren, d. h. sie wird vom unmittelbaren Nutzen (als Anpassung) unabhängig und kann zur Überspezialisierung führen. Durch diese Zusammenhänge wird im Prinzip das gleiche ausgedrückt, was EIMER unter seiner Organophysis verstanden wissen wollte. Außerdem erhellt hieraus, daß der palingenetische Ablauf der Ontogenie letzten Endes Ursache der Irreversibilität ist, diese daher nur aus den Vorgängen der Ontogenie erfaßbar ist. Schließlich folgt hieraus, daß das „biologische Trägheitsgesetz“ ABELS, das sogar Ursache des biogenetischen Grundgesetzes sein soll, nur die Formulierung einer grundsätzlichen Verwechslung von Ursache und Wirkung ist (nicht die Orthogenese ist Ursache der Palingenese, sondern umgekehrt!).

Zum zweiten Punkt ist zu bemerken: Bei einem neu entstandenen Formtypus wird zwar unter gleichbleibenden Verhältnissen eine palingenetische Wiederholung der Ontogenie statthaben, die Ontogenie ist aber durch die Metakinese in keiner Weise determiniert geworden. Im Gegenteil, es darf angenommen werden,

---

\*) Daß es sich dabei jeweils nur um Organe handeln kann, die für den betreffenden Anpassungstypus von grundsätzlicher Bedeutung sind, ist an sich klar, sei aber trotzdem ausdrücklich betont, da so vielfach das Beispiel der Muskelverstärkung am rechten Arm des Schmieds und ähnliches als Beweis gegen eine Vererbung erworbener Eigenschaften — um welches Problem es sich hierbei letzten Endes handelt — angeführt wird und auch gegen den vorliegenden Gedankengang ins Feld geführt werden könnte. Es ist aber natürlich ein grundsätzlicher Unterschied, ob es sich um eine gewissermaßen nur zufällige, rein individuelle Eigenschaft handelt, wie in diesem Fall, die mit dem Anpassungstypus als solchen gar nichts zu tun hat, oder um eine Eigenschaft, die für den Anpassungstypus charakteristisch ist, wie z. B. die Extremitätenentwicklung bei den Ungulaten, die Gebißentwicklung der Feliden. Bei dem Beispiel des Schmiedes liegt der prinzipielle Denkfehler darin, daß man gewöhnlich in Überspannung des Bogens auch die erste Herausbildung eines neuen Anpassungstyps durch aktive Anpassung erklären will, was nach dem vorhergehenden nicht zugänglich ist. Diese Beweisführung kann — wie sämtliche Widerlegungsversuche der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften — nur eine zu einseitige lamarckistische Auffassung in diesen Einseitigkeiten treffen, aber nicht die Tatsächlichkeit einer solchen Vererbung.

daß zunächst eine Umstimmung des Typus noch ebenso wohl möglich ist, wie vor der Metakinese. Das wird positiv sogar dadurch erwiesen, daß nach einer Phase der explosiven Aufspaltung eine ungeheuer plastische und formenreiche Periode folgt, die die eigentliche Orthogenese einleitet, in der stets zahlreiche „Spezialisationskreuzungen“ auftreten, z. B. während der Entfaltung der diapsiden Reptilien von den Thecodontiern aus, während der Entfaltung der höheren Carnivoren aus den Creodontiern, während der Entfaltung der Artiodactylen, ebenso bei den Wirbellosen während der Entfaltung der Ammonoideen aus dem Phylloceras-Stamm im unteren Lias, während der Entfaltung der Dekapoden in der Trias usw. Eine stammesgeschichtliche Wertung der Spezialisationskreuzungen im Sinne ABELS während solcher Entwicklungsperioden ist daher nicht zugänglich und muß zu einem vollkommen schiefen Bilde führen. Wenn aber ein solcher neugebildeter Typus sich als wirklich lebens- und anpassungsfähig erweist, so muß sich durch eine dem Typus adäquate Anpassung aus den verschiedenartigen Spezialisationskreuzungen allmählich die zweckmäßigste Form — teils durch metakinetische Umstellung, teils durch Selektion — herauskristallisieren, z. B. der Typus der höheren Caniden und Ursiden aus den zahlreichen, sich überkreuzenden Formen am Anfang dieser Formengruppe (vgl. SCHLOSSER, Paläontogr. Bd. 46), der Typus der Säugetiere aus den sich mannigfach überkreuzenden Formen der Theroformen usw. Dieser Vorgang muß zu einer allmählichen Festigung der ursprünglich noch sehr labilen Ontogenie führen; und es ist ohne weiteres vorstellbar, daß der sich immer wiederholende Ablauf der Ontogenie diese mehr und mehr determinieren muß. Aus der nicht determinierten muß allmählich die determinierte Ontogenie werden, mit andern Worten die Evolutionsbreite muß sich im Lauf der orthogenetischen Umbildung fortschreitend verringern.

Unter den hier entwickelten Gesichtspunkten wäre auch die so viel umstrittene Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften zu verfolgen. Daß eine solche für die orthogenetischen Reihen tatsächlich besteht, geht aus dem vorhergehenden eindeutig hervor. Eine eingehende Diskussion würde in diesem Zusammenhang zu weit führen. Nur nebenbei sei bemerkt, daß alle Einwände auf Grund vererbungstheoretischer Experimente daran scheitern, daß der Zeitfaktor, der eine so große Bedeutung in dieser Frage hat, in allen einschlägigen zoologischen Experimenten von vornherein unberücksichtigt bleibt. Sodann wären die Experimente an Tier-

formen auszuführen, bei denen die Ontogenie möglichst wenig determiniert ist; denn überall wo die Ontogenie determiniert ist, können keine neuen erblichen, sondern nur noch individuelle zufällige Merkmale auftreten. Weiterhin wären nicht beliebig herausgegriffene Merkmale, wie z. B. die Farbmuster der Schmetterlinge, die sich einer relativ großen Beliebtheit erfreuen, bei solchen Versuchen, zu prüfen, sondern Merkmale, die für den Anpassungstypus als solchen in einer solchen Weise charakteristisch und bedeutungsvoll sind, daß ihre Bedeutung biologisch und physiologisch erfaßbar sind\*).

Schließlich noch einige Worte zu dem schwierigen Problem der Caenogenese. HAECKEL stellte sie, die larvale Neubildungen umfaßt, die eine phyletische Rekapitulation der Ontogenie fälschen, in scharfen Gegensatz zur Palingenese. Das ist natürlich nur solange möglich, als man in der Phylogenie die Ursache der Palingenese erblickt. FRANZ hat daher diesen Gegensatz wesentlich gemildert und SCHINDEWOLF stellte die Caenogenese sogar unter den Begriff der Palingenese, da er zeigen konnte, das auch caenogenetische Erscheinungen palingenetische Wiederkehr zeigen. Das gleiche läßt sich bei den Dekapoden nachweisen: die *Phyllosoma*-Larve ist so alt wie die Abteilung der *Scyllaridea*. Die *Eryoneicus*-Larve reicht, wie wir oben wahrscheinlich machen konnten, bis in den Jura zurück. Diese Larvenstadien werden seither palingenetisch rekapituliert. Weiterhin zeigt sich, daß caenogenetische Erscheinungen in erster Linie bei relativ starr gewordenen Gruppen auftreten und umgekehrt den mehr plastischen, umbildungsfähigen noch fehlen: so gehen sie den sehr plastischen Eucyphiden und Thalassiniden fast vollkommen ab. Caenogenesen sind somit ein Zeichen für fehlende Umbildungsfähigkeit eines Typus.

Bedeutung und Wesen der Caenogenese ist daher nur erfaßbar von der Palingenese aus und bei einer Berücksichtigung des gesamten vollständigen Individualzyklus. Da zeigt sich nun eine bemerkenswerte Korrelation zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien, worauf schon im ersten Teil gelegentlich hingewiesen werden konnte: ausgesprochen pelagisch caenogenetische Neubildungen treten vor allem bei den im adulten Stadium nur

\*) „Die heutige Vererbungslehre . . . . kann natürlich keine Antwort auf die Frage geben, wie erworbene Eigenschaften vererbt oder ob sie überhaupt vererbt werden können. Sie analysiert feste Merkmale bei relativ stabilen Tieren, Insekten, Säugern usw.“ (HARMS, 1929).

eine sehr geringe Vagilität besitzenden Scyllariden und Eryoniden auf (das gleiche gilt für die Stomatopoden), während die im Alter relativ vagilen Brachyuren das pelagische durch Spaltbein charakterisierte Mysisstadium verloren haben (auch den pelagischen Schizopoden und Dichelopoden fehlen caenogenetische Anpassungserscheinungen an pelagische Lebensweise im Larvenstadium). DOFLEIN zeigte, daß die wenig vagilen, blinden Tiefseebrachyuren ein lang dauerndes pelagisches Larvenstadium, die vagilen gut sehenden Formen nur ein kurzes pelagisches Stadium durchmachen. Es scheint demnach, als ob wir neben einer Korrelation der Teile im Körper auch mit einer Korrelation der einzelnen Stadien des Individualzyklus rechnen müßten: Ausdruck hierfür ist die Erscheinung der Caenogenese.

Diese Überlegungen bestätigen, daß die Caenogenese tatsächlich nur ein Sonderfall der Palingenese ist, die beide in gleicher Weise für die orthogenetische Phase der Entwicklung charakteristisch sind, wie die Metakinese für die Phase der explosiven Entfaltung.

#### 4. Zusammenfassung

1. Der Zyklus der phyletischen Entfaltung, beginnend mit explosiv sprunghafter Entfaltung und Typenbildung und in orthogenetischer Weiterbildung unter konstanter Einschränkung der Evolutionsbreite durch Überspezialisierung zum allmählichen Aussterben führend, geht parallel einer allmählichen Umbildung von einem plastisch labilen, in der Ontogenie nicht determinierten, weitgehend regenerationsfähigen, und daher grundsätzlich umstimmbaren zu einem vollständig determinierten, zellkonstanten und nicht mehr regenerationsfähigen und daher in keiner Weise mehr umbildungsfähigen Typus.

2. Die Umstimmung in der labilen Entwicklungsphase erfolgt nicht als direkte Anpassung, sondern als Reaktion auf Umweltreize und Umwelteinflüsse — vermutlich auf dem Wege über die endokrinen Drüsen — als Reaktion, die nicht zweckmäßig zu sein braucht (inadaptive Typenbildung) und nicht ein unmittelbares Eingehen auf die betreffenden Umwelteinflüsse zur Folge haben muß, gegebenenfalls aber eine andersartige, ganz bestimmte Anpassungsrichtung hervorruft und einleitet (besonders instruktiv zeigen das die Cephalopoden). Erst von diesem Moment an kann direkte Anpassung wirksam werden.



3. Diese Ergebnisse, unmittelbar abgelesen aus einer vergleichend stammesgeschichtlichen Analyse verschiedener Tiergruppen, deuten den Weg an, auf dem das Problem der „Anpassung“ seiner Lösung näher geführt werden kann. Versuche, bei labilen Tierformen die Ontogenie zu beeinflussen und umzustimmen, in der Weise, wie das durch HARMS und GOLDSCHMIDT angeregt und z. T. auch schon begonnen ist, haben ergänzend einzugreifen. Andererseits aber kann nur der palaeontologische Befund die richtige Fragestellung für die Art und Weise eventueller Versuche abgeben, wie das aus den oben gegebenen Einzelbeispielen ja schon hervorgeht. Enge Zusammenarbeit von Biologie und Palaeontologie — wie sie leider heute in Deutschland noch nicht üblich ist — kann allein weiterführen. Die morphologisch-anatomische Betrachtungsweise genügt nicht, wie schon NOPCSA betont hat.

4. Wenn zu erwarten ist, daß auf diesem Wege eine Klärung für bestimmte Einzelfälle der Entwicklung möglich ist, so erheben sich andererseits aus der vergleichend stammesgeschichtlichen Analyse Fragen, von grundsätzlicher Bedeutung, die vorläufig keinen Weg einer Erklärungsmöglichkeit zulassen: Weshalb führt fortschreitende Spezialisierung zu allmählicher Stabilität und Determinierung der Ontogenie? Weshalb auf der andern Seite bleiben Tiergruppen auch bei hohem geologischen Alter unter Umständen durch lange Zeiträume hindurch relativ labil, wie die Amphibien, während doch z. B. die nahe verwandten Stegocephalen so rasch absolut stabil geworden sind, und zwar unter den genau gleichen äußeren Verhältnissen? Was ist mit andern Worten die tiefere Ursache der Stabilität und der Labilität?

Vielleicht, daß eine im einzelnen systematisch durchgeführte vergleichend stammesgeschichtliche Analyse hierauf einmal Antwort geben wird. Sicher jedenfalls scheint es mir — wenigstens zeigt das meines Erachtens die vorliegende Arbeit eindeutig: Erkenntnis der Gesetzmäßigkeiten des organischen Geschehens — und das ist doch letzten Endes das Ziel und müßte Voraussetzung sein für alle Versuche einer kausalen Erklärung desselben — ist nur möglich durch eine vergleichend morphologische Analyse der Stammesgeschichte auf Grund einer vorurteilsfreien Erforschung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge.

## Literatur

1. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.
2. — Das biologische Trägheitsgesetz. Paläont. Zeitschr. Bd. 11, 1929.
3. DÖDERLEIN, L., Phylogenetische Betrachtungen. Biolog. Centralbl. Bd. 7, 1888.
4. FRANZ, V., Ontogenie und Phylogenie. Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi. Abh. z. Theorie d. organ. Entwickl., Heft 3, Berlin, 1927.
5. GOEBEL, K., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biolog. Centralbl. Bd. 24, 1904.
6. GOLDSCHMIDT, R., Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin, 1927.
7. HAMBURGER, V., Entwicklungsphysiologische Beziehungen zwischen den Extremitäten der Amphibien und ihrer Innervation. Die Naturwissenschaften, Bd. 15, 1927.
8. HARMS, J. W., Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens. Schr. d. Königsberger Gelehrten Ges. Naturwiss. Klasse, 1. Jahrg., Berlin, 1924.
9. — Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption, I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 133, 1929.
10. HEIDER, K., Phylogenie der Wirbellosen in „Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie“, Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abt. Bd. 4, Berlin—Leipzig, 1914.
11. HERTWIG, O., Das Werden der Organismen. Jena, 1922.
12. JAEKEL, O., Der Kopf der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anatomie und Entwicklungsgesch., Bd. 27, 1927.
13. MEHNERT, E., Biomechanik. Jena, 1898.
14. MURR, E., Zur Erklärung der verlängerten Tragdauer bei Säugetieren. Zoolog. Anzeiger, Bd. 85, 1929.
15. NAEF, A., Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Jena, 1917.
16. — Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena, 1919.
17. NOPCSA, FR. BARON V., Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Mitt. a. d. Jahrb. d. kgl. ungar. Geol. Reichsanst., Bd. 23, 1915.
18. — Über eine neue Kreideschlange aus Dalmatien. Paläont. Zeitschr., Bd. 5, 1923 (m. Diskussionsbem. von ABEL, HENNIG, JAEKEL, KRIEG, POMPECKJ, VERSLUYS, WEIDENREICH u. a.).
19. — *Eidolosaurus* und *Pachyophis*. Zwei neue Neokomreptilien. Paläontogr., Bd. 65, 1924.
20. — Festrede, gehalten anläßl. d. Besuchs d. Paläont. Ges. in Budapest 1928, Budapest, 1928.
21. RÁDL, E., Geschichte der biologischen Theorien. II. Teil, Geschichte der Entwicklungstheorien in der Biologie des 19. Jahrhunderts. Leipzig, 1909.
22. SCHINDEWOLF, O. H., Das Problem der Menschwerdung, ein paläontologischer Lösungsversuch. Jahrb. d. Preuß. geol. Landesanst., Bd. 49, 1928.
23. — Ontogenie und Phylogenie. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11, 1929.

24. SCHLIEPER, C., Die biologische Bedeutung der Salzkonzentration der Gewässer. Die Naturwissenschaften, 1928.
  25. SCHMIDT, H., Neotenie und beschleunigte Entwicklung der Ammonoiten. Paläontol. Zeitschr., Bd. 7, 1925.
  26. WEIDENREICH, F., Die Typen- und Artenlehre der Vererbungswissenschaft und die Morphologie. Paläont. Zeitschr. Bd. 5, 1923.
  27. — Wie kommen funktionelle Anpassungen der Außenform des Knochenskeletts zustande? Paläontol. Zeitschr., Bd. 7, 1926.
-

## Autorenregister

(Die Seitenzahlen verweisen jeweils nur auf die den einzelnen Kapiteln angefügten Literaturverzeichnisse.)

**Abel** 545, 556, 557, 579

Andrée 500

Abmann 460

**BalE** 460, 461

Beecher 461

Behning 501

Bell 461

Bernard 532

Beurlen 461, 462, 557

Bill 461

Bittner 461

Boas 475

Böhm, Joh. 461

Brocchi 461

Broili 461, 501, 532

Bronn 461

**Calman** 461, 500

Carter 461

Clarke 462

**Dacqué** 533

Dames 461

Dawson 461

Döderlein 557, 579

Doflein 461

Dollo 504, 557

**Ebert** 462

Eimer 557

Etheridge 462

**Fejérváry** 557

Fickert 557

Foerste 525

Franz 579

Frech 532

**Gemmellaro** 500

Gerstaecker 462, 500

Giesbrecht 462

Glaeßner 462, 500

Goebel 545, 579

Goldschmidt 579

Grabau 533

Grobben 532, 533

**Hall** 462

Hamburger 579

Handlirsch 532

Harms 579

Harnisch 504

Heider 579

Hennig 462, 504, 545, 579

Hertwig, O. 505, 579

Hescheler 532

Holm 533

v. Huene 504, 557

Huxley 462

**Illig** 462

**Jaeckel** 504, 545, 557, 579

Jordan 462

**Keßler** 533

Kiaer 505

Kirkby 500

v. Kuebel 462

Koken 464, 557

Kowalewsky 545

Krause, P. G. 462

Krieg 579

**Lang** 532

Lörenthey 462

**Mehnert** 579

v. Meyer 462

Mez 557

Milne, Edwards, A. 462

Moericke 462

Murr 579

**Naef** 533, 579

Naegeli 557

Neumayr 532, 545

Noetling 463

v. Nopcsa 505, 579

**Ödhner** 533

Oppel 463

Ortmann 463

**Pelseneer** 463, 533

Perner 557

Pfaff 533

Pfeffer 545

Pompeckj 500, 532, 533, 545, 579

Potter 504

Prell 533

Pruvost 532

**Rádl** 579

Rathbun 463

Richter, Rud. 500, 545, 557

Ristori 463

Rosa 557

**Salfeld** 557

Salter 463

Schäfle 533

Schauinsland 505

Schellenberg 501

Schindewolf 533, 557, 579

Schlieper 580

Schlüter 463

Schmidt, H. 580

Schmidt, M. 533

Schütze 463

Schwarz 505

Segeberg 463

Simpson 505

Smirnow 463

Soergel 557

Staesche 533

Steinmann 500, 532, 533, 545

Stensjö 505

Stoliczka 463

van Straelen 463, 464, 501

Sushkin 505

**Teichert** 533

Trauth 501

Troll 545

Troedsson 533

Tschulok 545

**Ulrich** 501

**Versluys** 532, 557, 579

**Waagen** 545

Wagler 501

Walcott 501, 532

Watson 505

Weidenreich 579, 580

Withers 464

Wöhrmann 464

Woodward 464, 501

Wüst 464

**Zittel** 501, 532

## Register der Gattungen

- A**  
*Acanthochirus* Opp. 322  
*Acanthodromia* M. Edw. 348  
*Actaeopsis* Cart. 358  
*Aeger* Münst. 321, 322, 323  
*Amaltheus* Montf. 525  
*Amia* 489  
*Amphithoë* Leach 473  
*Anaspides* Thoms. 457  
*Andorina* Lör. 353  
*Anthrapalaemon* Salt. 441, 442, 443  
*Antrimpos* Münst. 321, 322, 366  
*Archaeocarabus* McCoy 342  
*Archaeopus* Rathb. 352, 374  
*Arthropleura* Jord. 475, 476, 511  
*Aspidogaster* Aßm. 336, 371  
*Astacus* Fabr. 327  
*Atelecyclus* M. Edw. 353  
*Atergatis* de Haan 358  
*Avitelmessus* Rathb. 353  
*Axinea* Poli 518  
*Axius* Leach 331, 369, 386, 391
- B**  
*Baculites* Lam. 555  
*Benthochascon* 407  
*Binkhorstia* Noetl. 348  
*Blaculla* Münst. 330  
*Blepharipoda* Rand. 346  
*Bombur* Münst. 322  
*Branchiolambrus* Rathb. 354  
*Branchioplax* Rathb. 360, 361, 375, 408  
*Burgessia* Walc. 501  
*Bylgia* Münst. 322
- C**  
*Calappa* Fabr. 364  
*Calappella* Rathb. 364  
*Calappilia* M. Edw. 364, 413  
*Calceola* Lam. 542, 544  
*Callianassa* Leach 331, 332, 369, 370  
*Caloxanthus* M. Edw. 358  
*Campylostoma* Bell 364, 376  
*Cancer* Leach 354  
*Cancrinos* Münst. 342, 373
- Carcineretes* With. 354, 355, 374, 375, 407  
*Carcinus* Leach 355  
*Cardiola* Brod. 517  
*Carinocarcinus* Lör. 360, 375  
*Carpiliopsis* Fisch. Benz. 357  
*Carpilius* Leach 358, 375  
*Charassocarcinus* van Strael. 347, 348, 421  
*Chlorodopsis* M. Edw. 358  
*Ceratiocaris* McCoy 448  
*Cirolana* Leach 473  
*Clytia* v. Mey. 325, 379  
*Clytiopsis* Bill 325, 379  
*Coeloma* M. Edw. 359, 361, 555  
*Coelopus* Etall. 347, 404, 415  
*Coleia* Brod. 339, 372  
*Colneptunus* Lör. 356  
*Colpocaris* v. Mey. 360, 375  
*Conus* Lin. 525  
*Crangopsis* Salt. 442  
*Crenella* Brown 519  
*Cretiocarcinus* With. 358  
*Cyamocarcinus* Bittn. 348  
*Cyclocaris* Beurl. 340, 372, 373, 397  
*Cyclocorystes* Bell 357  
*Cyclothyreus* Rem. 348, 373, 410  
*Cyphonotus* Cart. Bell 348  
*Cyrtoceras* Goldf. 564  
*Cytharea* Lam. 522
- D**  
*Daira* de Haan 358, 375  
*Dakoticancer* Rathb. 364, 376  
*Daphnia* Müll. 468  
*Daránya* Lör. 362  
*Dardanus* 333  
*Dialux* Bell 348  
*Dicranodromia* M. Edw. 347  
*Dollocaris* van Strael. 440  
*Dorippe* Fabr. 366  
*Drobna* Münst. 322  
*Dromia* Fabr. 343, 348, 410  
*Dromilites* M. Edw. 348

*Dromiopsis* Reuss 348, 401, 408  
*Dusa* Münst. 322  
*Dynomene* Latr. 348

**E**

*Ebalia* Leach 365  
*Echinocaris* Whitf. 448  
*Elder* Münst. 440  
*Elymocarid* Bech. 448  
*Enoploclytia* McCoy 325, 379  
*Enoplonotus* M. Edw. 355  
*Eogyrinus* 487  
*Eriphia* Latr. 359  
*Eryma* v. Mey. 325, 370, 379  
*Erymastacus* Beurl. 325  
*Eryon* Desm. 339, 340, 372, 373  
*Erythrochampsia* 566, 567  
*Etallonia* Opp. 331, 369  
*Etisus* M. Edw. 358  
*Etyus* Mant. 348, 410  
*Eucrate* de Haan 360  
*Eudorella* Norm. 433  
*Eumorphactaea* Bittn. 357  
*Eumorphia* v. Mey. 337, 372  
*Eumorphocorystes* van Binkh. 363  
*Eupagurus* Brandt 333, 334, 371, 389  
*Euphausia* Dana 445  
*Euphoberia* Meek & Worth. 476, 511  
*Eurycarpus* Schlüt. 342  
*Eurhinodelphis* du Bus 551

**F**

*Galathea* Fabr. 344, 373  
*Galatheites* Balß 344, 414  
*Galenopsis* M. Edw. 360, 375  
*Gamponyx* Jord. 475  
*Gastrodorus* v. Mey. 349  
*Gastrosacus* v. Mey. 344  
*Gatunia* Rathb. 375  
*Gebia* Leach 331, 369  
*Geryon* Kröyer 359, 408, 409, 555  
*Glyphea* v. Mey. 336, 337, 371, 372, 391  
*Glypheopsis* Beurl. 337, 371  
*Goneplax* Leach 360  
*Goniochele* Bell 366, 413  
*Goniochirus* Etall. 333  
*Goniohypoda* Woodw. 352  
*Graptocarcinus* F. Roem. 348

**H**

*Harpactocarcinus* Desm. 358  
*Hefriga* Münst. 330  
*Hela* Münst. 363, 376  
*Hellerocaris* van Strael. 340  
*Hemioeon* Bell 363  
*Hepatinulus* Rist. 364  
*Hepaticus* Bittn. 357.  
*Hinnites* Defr. 552  
*Hippolyte* Leach 329, 367, 391  
*Homarus* M. Edw. 327, 368, 379, 391, 395, 396  
*Homolodromia* M. Edw. 347  
*Homolopsis* Bell 349  
*Hoplitocarcinus* Beurl. 349  
*Hoploparia* Bell 327, 368, 379, 381  
*Hyas* Leach 350  
*Hymenocaris* Salt. 448, 450, 451

**I**

*Ischnodactylus* Pels. 327

**K**

*Kilianicaris* van Strael. 440

*Knebelia* van Strael. 340

**L**

*Laevicarcinus* Lör. 360, 375  
*Laeviranina* Lör. 363, 376  
*Lambropsis* Lör. 357  
*Lambrus* Leach 350  
*Lecythocaris* v. Mey. 347  
*Lepidosteus* Lacép. 488  
*Leptochirus* Krause 366  
*Leucosia* Fabr. 366  
*Limulus* Müll. 509, 510  
*Linuparus* Gray 342  
*Lissocardia* v. Mey. 326  
*Litogaster* v. Mey. 336, 371  
*Litoricola* Woodw. 359  
*Lituites* Breyn 563, 567  
*Lobocarcinus* Reuß 354, 374  
*Lobonotus* M. Edw. 358  
*Lophopanopeus* Rathb. 357  
*Lophoranina* Fabr. 363  
*Lörentheya* Beurl. 352  
*Lyreidus* de Haan 363

**M**

*Macrophthalmus* Latr. 352, 353  
*Magia* Münst. 327, 367, 379  
*Maia* Lam. 350  
*Marrella* Walc. 502

- Martinocarcinus J. Böhm 357  
 Matuta Fabr. 364  
 Mecochirus Germ. 331, 337, 338, 369, 372  
 Menippe de Haan 357  
 Mesodromilites Woodw. 347  
 Mesorrhoea Stimps. 350  
 Mesothyra Hall 448, 452, 453  
 Meyeria McCoy 337  
 Microcorystes Lör. 353  
 Micromaia Bittn. 350, 374  
 Micromithrax Noetl. 350  
 Microplax Glacßn. 360  
 Mictyris Latr. 352  
 Mioplax Bittn. 360  
 Mithracia Bell 350  
 Mithracites Gould 347, 404  
 Mitra Lam. 525  
 Molaria Walc. 503  
 Munida Leach 373  
 Munidopsis Whit. 345  
 Munitheites Lör. 344  
 Mursia Desm. 364  
 Mursiopsis Rist. 364  
 Myra Leach 365  
 Mytilus Lin. 521  
  
 Nahecaris Jaek. 448, 449, 450, 452  
 Naraoia Walc. 501  
 Nautilus Breyn 523, 524, 525, 526, 529,  
 563, 564  
 Nebalia Leach 431, 448, 449, 450, 501, 550  
 Necrocarcinus Bell 364, 365, 376, 412, 413  
 Necrogammarus Woodw. 475  
 Necronectes M. Edw. 356, 375  
 Necroscylla Woodw. 458  
 Necrozius M. Edw. 357  
 Nephrops Leach 327, 368, 445  
 Nephropsis Wood Maz. 327  
 Neptocarcinus Lör. 358  
 Neptunus de Haan 356  
 Nodoprosopon Beurl. 347  
 Noetlingia Beurl. 348  
 Notopella Lör. 363  
 Notopocorystes McCoy 363, 365, 412  
 Notopoides Hend. 363  
 Notoporanina Lör. 363  
 Nucia Dana 365  
 Nymphaeops Schlüt. 327  
  
**O**phidioceras Barr. 564  
 Orhomalus Etall. 333, 334  
 Orithopsis Cart. 364, 376, 413  
 Orithyia Fabr. 364  
 Orthoceras Breyn 563, 564, 567  
 Osachila Stimps. 364  
 Oxythyreus Reuß 347  
 Oxyuropoda Carp. & Swain 476  
  
**P**achygrapsus Rand. 362  
 Paguristes Dana 333, 334  
 Pagurus Fabr. 333  
 Palaeastacus Bell 325  
 Palaeocaris Meek & Worth. 475  
 Palaeocarpilius M. Edw. 358, 375  
 Palaeocerangon Salt. 442  
 Palaeograpsus Bittn. 362  
 Palaeomunida Lör. 344  
 Palacomunidopsis van Strael. 344, 413  
 Palaeomyysis Peach 440  
 Palaeopagurus van Strael. 333  
 Palaeopalaemon Whitf. 443, 452, 453  
 Palaeopentacheles v. Kneb. 340  
 Palaeopolycheles v. Kneb. 340  
 Palchomola Rathb. 349  
 Palinurina Münst. 342  
 Palinurus Fabr. 342  
 Panopeus M. Edw. 357, 358, 408  
 Paracoeloma Beurl. 359, 555  
 Paraglyphea Beurl. 337  
 Paranephrops White 367  
 Parapagurus Smith 334  
 Parapandalus 445  
 Pemphix v. Mey. 335, 336, 370, 371, 397,  
 399, 420, 421, 422, 424, 425, 426,  
 439, 445, 447  
 Penaeus Fabr. 366, 367, 382, 391  
 Periacanthus Bittn. 350, 374  
 Periophthalmus 572  
 Peripatus 468  
 Persephona Leach 365  
 Petalophthalmus Willem 432  
 Petrochirus Stimps. 339  
 Phlyctenodes M. Edw. 358  
 Phlyctisoma Bell 325  
 Phrynotamborus Bittn. 350  
 Phymatocarcinus Reuß 375  
 Pilumnoplax Stimps. 360



*Pilumnus* Leach 357  
*Pinnixa* White 361  
*Piratella* A&M. 326  
*Pisomaia* Lör. 350, 374  
*Pithonotus* v. Mey. 347  
*Plagiolophus* Bell 360, 375, 408  
*Plagiophthalmus* Bell 347  
*Platymaia* Miers 402  
*Pleurotomaria* Defr. 553  
*Podoceras* Gein. 342  
*Polycheles* Hell. 340, 341  
*Polycnemidium* Reuß 348  
*Porcellana* Lam. 345  
*Portumnus* Leach 355  
*Portunites* Bell 359  
*Portunus* Fabr. 356  
*Potamon* Sav. 361  
*Praeactya* Woodw. 337  
*Proeryon* Beurl. 340  
*Prosopeon* v. Mey. 347  
*Prosopeoniscus* Kirkby 475  
*Protaxius* Beurl. 331, 368, 369, 370  
*Protocarcinus* Woodw. 347, 421  
*Protocallianassa* Beurl. 332, 370, 371, 386  
*Protomunida* Beurl. 344, 373  
*Psammocarcinus* M. Edw. 355  
*Pseudastacus* Opp. 327, 379, 380  
*Pseudocoeloma* Beurl. 555  
*Pseudodromilites* Beurl. 348  
*Pseudoglyphea* Opp. 337, 372  
*Pseudopemphix* Wüst. 325, 326  
*Pseudoraninella* Beurl. 363, 376  
*Pseudosculda* Dam. 457  
*Pustulina* Quenst. 333, 370, 371  
*Pygocephalus* Huxley 440, 441, 442, 443, 458  
**R**  
*Randallia* Stimps. 365  
*Ranidina* Bittn. 363  
*Ranina* Lam. 363  
*Raninella* M. Edw. 363  
*Raninellopsis* J. Böhm 363, 376  
*Raninoides* M. Edw. 363  
*Rauna* Münst. 322  
*Retropluma* Gill 352  
*Rhachiosoma* Woodw. 355  
*Rhodanicaris* van Stael. 322  
**S**  
*Scapheus* Woodw. 337  
*Schimperella* Bill 440

*Sculda* Münst. 457  
*Scylla* de Haan 356  
*Scyllaridia* Bell 342, 343  
*Scyllarus* Fabr. 395  
*Scyramathia* 351  
*Selenisca* v. Mey. 337, 372  
*Smilodon* Lund 547, 550  
*Sphenodon* Gray 492  
*Squilla* Rond. 433, 445, 458  
*Stenochirus* Opp. 326  
*Stenodaetylina* Beurl. 325  
*Stenopus* Latr. 323, 367  
*Sypbax* M. Edw. 357  
**T**  
*Teallicaris* Peach 440  
*Telphusograpsus* Lör. 362  
*Tetrachela* Reuß 339, 397  
*Thalassina* Latr. 369, 389  
*Thaumastocheles* Wood Mas. 327  
*Thaumastoplax* Miers 360  
*Thelecarcinus* J. Böhm 358  
*Thenops* Bell 342  
*Titanocarcinus* M. Edw. 358, 375  
*Trachynotus* Bell 348  
*Trachysoma* Bell 337  
*Triarthrus* Green 468  
*Tribolocephalus* Rist. 363  
*Trochoceras* Barr. 564  
*Tropidocaris* Beech. 448  
*Tropifer* Gould 340  
*Typilobus* Stol. 366  
**U**  
*Udora* Münst. 330  
*Udorella* Opp. 328, 329, 385  
*Uncina* Quenst. 324, 366, 367  
*Upogebia* Leach 369  
**V**  
*Velopecten* Phil. 522  
*Volborthella* F. Schmidt 570  
**W**  
*Waptia* Walc. 501  
*Willemoesia* Grote 340  
*Willemoesiocaris* van Strael. 340  
*Worthenia* Kok. 551, 553  
**X**  
*Xanthilites* Bell 359  
*Xantho* Leach 359, 410  
*Xanthopsis* McCoy 358, 375  
*Xanthosia* Bell 348, 410

**Allgemeine Palaeontologie** von Geh. Regierungsrat Professor  
**Dr. Johannes Walther**, Direktor des Geologischen Institutes der  
Universität Halle (Saale).

Aus dem Inhalt:

**Die Fossilien als Einschlüsse der Gesteine**

**Die Vorgänge des Lebens in der Vorzeit**

**Die geologische Umwelt der Fossilien**

**Der Wandel des Lebens in Raum und Zeit**

Mit 2 Tafeln und 5 Karten im Text. (XI und 809 S.) 1927

Gebunden 60.—

**Leitfossilien.** Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen  
bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde. Heraus-  
gegeben von Professor **Dr. Georg Gürich**.

Lieferung 1: **Kambrium und Silur.** Mit 28 Tafeln. (95 S.) 1908  
Geheftet 22.50

„ 2: **Devon.** Mit 24 Tafeln. (102 S.) 1909 Geheftet 22.50

„ 3: **Karbon und Perm.** Pflanzen von Professor **Dr. W.  
Gothan.** Mit 48 Tafeln. (VIII u. 187 S.) 1923  
Geheftet 30.—

„ 4: **Leitfossilien der Trias, wirbellose Tiere und Kalkalgen**  
von Hofrat **Dr. C. Diener** in Wien. Mit 27 Textabb.  
und 28 Tafeln (II u. 118 S.) 1925 Geheftet 24.—

„ 5: **Leitfossilien des marinen Perm** von Hofrat **Dr. C. Diener**  
in Wien. Mit 14 Tafeln. (84 S.) 1927 Geh. 16.—

Obige Preise sind Subskriptionspreise. Bei Bezug von einzelnen Lieferungen  
erhöhen sich die obigen Preise um  $33\frac{1}{3}\%$ .

**Pflanzen als Gesteinsbildner** von Privatdozent **Dr. Julius  
Pia.** Mit 166 Textabbildungen. (VIII u. 355 S.) 1926

Gebunden 22.—